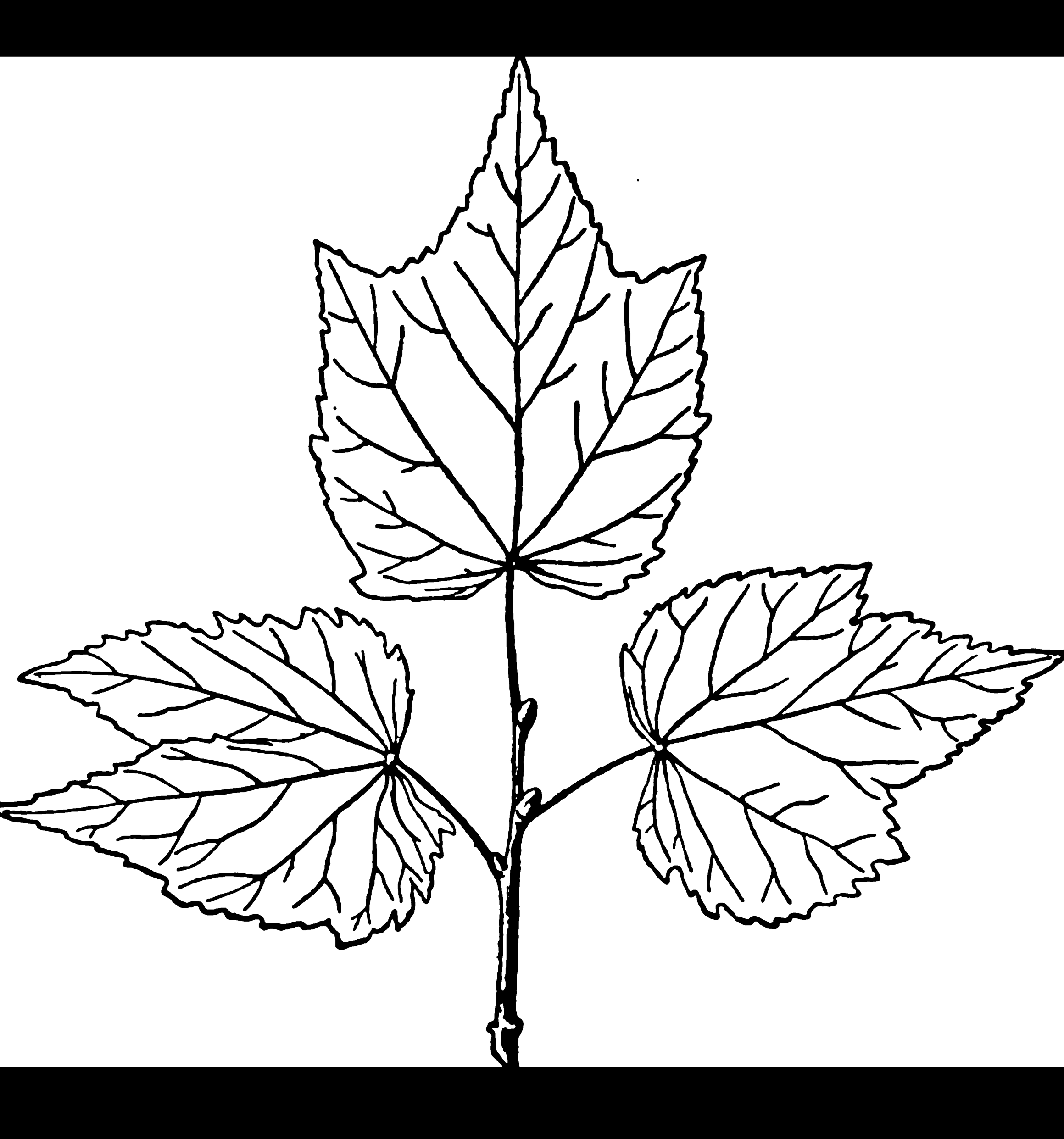
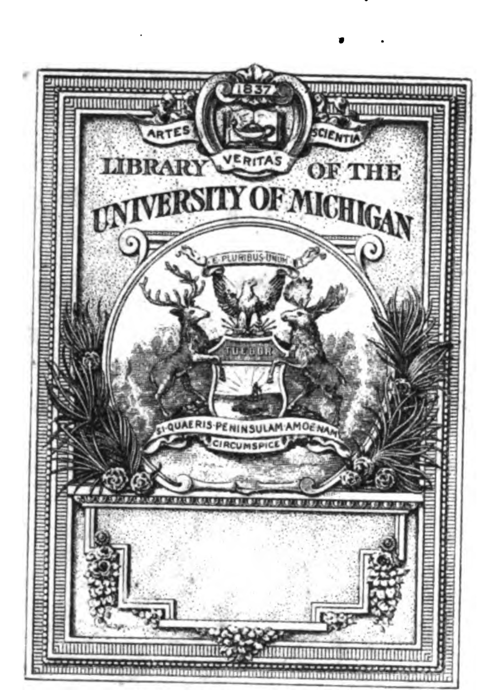
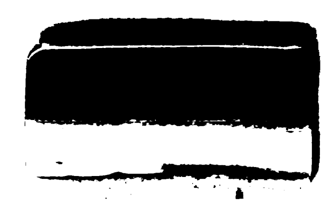


Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

N. Pringsheim, W. Pfeffer, E. Strasburger


1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

24

Vierundzwanzigster Band.

Mit 26 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1892.

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Mikrotechnische Mittheilungen.

I. Ueber Einbettung, Einschluss und Färben pflanzlicher Objecte.

Von

Ludwig Koch.

Aus meiner Abhandlung über Paraffineinbettung[1]) ergiebt sich, dass so vorzügliche Dienste diese auch leistet, doch Fälle vorkommen, in denen sie uns im Stiche lässt oder nicht völlig befriedigt. Ersteres ist bei compacteren Holzmassen, letzteres zum Theil bei Gewebe der Fall, das über das embryonale Stadium bereits hinaus sehr dünnwandig, protoplasmaarm, dagegen sehr wasserreich ist. Trotz vorsichtiger Behandlung der Objecte, zunächst mit lauwarm gesättigter Paraffinlösung liess sich, wie beispielsweise das Verhalten der Blätter von Bromelia antiacantha Bert. und Hohenbergia strobilacea Schult. und mancher Wurzeln (Hyacinthus) lehrt, die Schrumpfung des Wassergewebes und der Rinde nicht vermeiden, Schrumpfungen, die in allerdings geringem Maasse sich hier und da auch bei anderen hierher gehörigen Objecten bemerkbar machten. Zudem ist es nicht selten störend, dass gerade bei solchen das Protoplasma mehr oder minder stark contrahirt zu sein pflegt.

1) Die Paraffineinbettung und ihre Verwendung in der Pflanzenanatomie. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Band XXI. Heft III.

Es schien somit geboten, zu untersuchen, ob nicht etwa andere Einbettungsmethoden hier ergänzend eintreten können. In Bezug hierauf lag es nahe, zunächst an das von Schiefferdecker und Merkel[1]) eingeführte Celloidinverfahren, welches in der Zoohistologie neben der Paraffineinbettung die Hauptrolle spielt, zu denken. Erwähnt sei gleich hier, dass es sich nicht um ein Umschliessen des noch feuchten, nicht oder nur theilweise entwässerten Objectes, sondern, wie bei der Paraffinmethode, um dessen vollständige Durchtränkung handelt.

I. Die Celloideinbettung.

Das in Tafelform käufliche Celloidin löst man in gleichen Theilen Alkohol und Aether und stellt sich aus der dickflüssigen Lösung je nach Bedarf eine dünnflüssige, etwa fünfprocentige her, in welche die Objecte verbracht werden. Die vorbereitende Behandlung der letzteren sei die bei früherer Gelegenheit beschriebene[2]). Die vollständige Entwässerung ist auch hier nothwendig. Sehr bequem lässt sie sich in dem Schulze'schen Dialysator[3]) ausführen. Nur bei besonders empfindlichen Objecten hat man dessen beide hutförmige Cylinder nöthig. Meistens genügt ein solcher, in den man das frische Object mit Wasser eingiebt. Ebenso wenig ist es unbedingt nothwendig, das äussere Hauptgefäss mit einer wasseranziehenden Substanz zu versehen. Sauberer arbeitet man fast ohne eine solche, indem man in das äussere Gefäss nur absoluten Alkohol eingiesst. Die vollständige Entwässerung der Objecte wird dann ausserhalb des Apparates durch Einlegen in absoluten Alkohol vorgenommen. In den letzten Stadien der Entwässerung ist die Empfindlichkeit des eingelegten Materials nicht mehr so gross, wie in den ersten, und gerade hier leistet der Apparat der succesiven Entwässerung halber die besten Dienste.

Bevor die völlständig entwässerten Objecte in die dünne Celloidinlösung gebracht werden, kommen sie 6—10 Stunden in ein

---

1) Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1882. pag. 199. Collodium wurde zuerst von Duval als Einbettungsmittel empfohlen. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Bd. XV. pag. 185.

2) a. a. O. pag. 10 ff. d. Sep.

3) Beschrieben im Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXVI. pag. 539.

Gemisch von absolutem Alkohol und Aether zu gleichen Theilen. Von der Celloidinlösung nehme man ein Quantum, das zur vollen Durchführung der Einbettung ausreicht, somit das unter Umständen schädliche Nachfüllen einer concentrirten Lösung unnöthig macht.

Als Gefäss bediene ich mich kleiner, breithalsiger Glasflaschen mit eingeschliffenen Stöpseln. Zunächst werden diese durch gut schliessende Korke ersetzt, welche eine Verdunstung der Lösungsmittel so ziemlich ganz verhindern. In der fest verschlossenen Lösung bleiben die Objecte im Minimum drei Tage.

Die Erfahrung lehrt nun, dass Celloidin auch in fünfprocentiger Lösung nur schwer in pflanzliche Gewebe eindringt. Am leichtesten geschieht dies bei solchen mit grossen Intercellularräumen, beispielsweise denjenigen von Wasserpflanzen und ziemlich allgemein den Blättern, deren loses Schwammparenchym das Eindringen begünstigt. Vorausgesetzt ist hierbei allerdings, dass die Objecte nicht nur in angeschnittenem Zustande, sondern auch thunlichst klein zurechtgeschnitten Verwendung finden. Besonders in letzterer Hinsicht gehe man weiter als bei der Paraffineinbettung. Stammstücke sollten, da ihre Aussenwand die Celloidinlösung nicht oder nur sehr schwer eindringen lässt, nicht über 3—5 mm lang sein. Diese Zahlen bezeichnen auch die Breite, über die man bei bandartigen Ausschnitten von Blättern nicht hinausgehen sollte.

Bei den oben als verhältnissmässig leicht durchdringbar bezeichneten Objecten vertauscht man nach drei Tagen den Kork mit dem Glasstöpsel, der besonders bei leichtem Aufsetzen eine, wenn auch geringe Verdunstung der Lösungsmittel gestattet. Nach zwei bis drei Tagen werde die Verdunstung noch dadurch gefördert, dass man einen und eventuell sogar mehrere Papierstreifen zwischen Stöpsel und Hals der Flasche einfügt. Auf diese Weise ist der Verdunstungsvorgang so zu reguliren, dass bis zur Dickflüssigkeit der Lösung — dieselbe besitze dann die Consistenz eines dicken Syrups — etwa acht Tage verstreichen.

Für schwer durchdringbare Objecte genügt diese Zeit ebenso wenig, wie ein Einlegen in die fünfprocentige Lösung bis zu drei Tagen. Stamm und Wurzeltheile ohne grössere Intercellularräume bleiben mindestens acht Tage in letzterer Lösung. Ferner sind in Bezug auf die Regulirung der Verdunstung bestimmte Zeitangaben nicht wohl zulässig. Wochen, unter Umständen sogar Monate

können bis zur vollständigen Durchtränkung vergehen, man ist hier hinsichtlich der zu bearbeitenden Objecte auf Versuche angewiesen, die sich am besten in der Art anstellen lassen, dass man die Pflanzentheile in grösserer Zahl einlegt und nach mindestens achttägigem Verweilen in der dünnen Cellodinlösung die Verdunstung äusserst langsam vor sich gehen lässt. Von Zeit zu Zeit wird eines der Objecte herausgenommen, in eine Lösung ungefähr gleicher Concentration gebracht und diese dann bis zur Syrupconsistenz verdunstet. Nachdem man die Masse, auf noch zu beschreibende Weise erstarren liess, hat man sich durch Schneiden, das sich nicht blos auf die Enden, sondern auch auf mittlere Partien des Objectes erstrecken muss, zu überzeugen, dass die Durchtränkung eine vollkommene war. Ein ungenügendes Eindringen der Einbettungsmasse zeigt sich durch Plasmacontraction, Schrumpfung oder gar Zerreissung der Gewebe an. Derartige, allerdings zeitraubende Prüfungen der Einzelobjecte sind fortzusetzen, bis die Präparate eine befriedigende Beschaffenheit besitzen.

Die bis zur Consistenz eines schwerflüssigen Syrups eingedickte Einbettungsmasse kann man auf verschiedene Weise zum Erstarren bringen und zwar durch directes Verdunsten oder unter Einwirkung von 60 procentigem Alkohol.

Im ersteren Fall giebt man eines der Objecte samt einer genügenden Menge dickflüssigen Celloidins in eine kleine, zu bedeckende Glasdose, die in ein grösseres ähnliches Gefäss gestellt wird, in dem sich einige Tropfen Aether befinden. Der letztere bezweckt eine langsamere Verdunstung, die dessenungeachtet in zwei bis drei Tagen so weit vorgeschritten zu sein pflegt, dass die Masse sich jetzt fest anfühlt und einen Eindruck mit der Fingerspitze eben noch gestattet. Um ein gleichmässiges Eintrocknen zu erzielen, hat man den Block aus dem Gefäss loszulösen, umzukehren und auch dessen Unterseite der Verdunstung auszusetzen. Die Loslösung wird zweckmässigerweise schon früh, durch Abtrennen der Ränder des eben erstarrenden Blockes vom Glase vermittelst des Messers eingeleitet. Hierdurch lässt sich auch die Bildung von Luftblasen vermeiden, die anderenfalls aufgeschnitten und mit Celloidinlösung ausgefüllt werden müssen.

Der rohe Celloidinblock werde unter Berücksichtigung der Lage des Objectes und dessen späterer Orientirung in dem Object-

halter zurechtgeschnitten. Die Schnittflächen seien parallel und senkrecht zur Längsachse des Objectes. Dies lässt sich jetzt um so leichter ausführen, als die Einbettungsmasse noch durchsichtig ist. Später, nach Einbringen in verdünnten Alkohol wird dieselbe milchig, eine Trübung, die indessen nicht so bedeutend ist, dass nicht wenigstens die Umrisse des Objectes durchscheinen.

Ferner kommt in Betracht, dass die erhärtete Einbettungsmasse immerhin etwas elastisch ist, dem Messer des Mikrotoms somit bis zu gewissem Grade ausweicht. Um den hieraus sich ergebenden Nachtheilen thunlichst zu begegnen, empfiehlt es sich, den zu schneidenden Celloidinblock nicht zu klein zu nehmen. Dessen Schnittfläche bleibe nicht wesentlich unter einem Quadratcentimeter.

Zur endgültigen Erhärtung kommt der beschnittene Block noch zwei Tage in 60 procentigen Alkohol. Ein längeres Verweilen in solchem — die nicht sofort zu verarbeitenden Blöcke müssen überhaupt in derartigem Alkohol aufbewahrt werden — schadet nicht nur nicht, es wird im Gegentheil das Celloidin noch härter und besser schneidbar.

Bevor man an das Schneiden geht, hat man den Celloidinblock auf Kork oder besser auf Holz aufzukleben. Ein Festklemmen zwischen Korkplatten führt leicht zu Quetschungen, wenigstens eines Theiles des Objectes, oder es ist, falls man den Block zu hoch über die Korkplatten hinausragen lässt, nachtheilig, weil derselbe dann stärker federt, dem Mikrotommesser somit leichter ausweicht. Nur da, wo man sich, wie bei den oben erwähnten Vorprüfungen, über das Eindringen der Einbettungsmasse schnell orientiren will, könnte ein Einklemmen zwischen Kork angezeigt sein.

Das Aufkleben des erhärteten Blockes geschieht folgendermassen:

Auf einen, in die Klammer des Objecthalters passenden kleinen Holzcylinder, dessen obere, den Block aufnehmende Fläche rauh sein soll und die mit Aether zuvor zu befeuchten und eventuell zu reinigen ist, wird ein Tropfen syrupdicker Celloidinlösung gegeben. In diese drückt man den zu schneidenden, aus dem verdünnten Alkohol genommenen und an der aufzuklebenden Seite sorgfältig abgetrockneten und mit Aether befeuchteten Celloidinblock. Das hierbei hervorquellende Celloidin wird, damit die Verbindungsschicht

leichter trocknet, abgewischt. In 10—15 Minuten klebt der Block meist genügend fest, um das Schneiden zu gestatten.

Ein anderes Verfahren besteht darin, dass man das an der aufgedrückten Fläche hervorquellende Celloidin nicht nur nicht entfernt, sondern im Gegentheil durch Aufgiessen von Celloidin noch verstärkt. Alsdann müssen allerdings Holz- und Celloidinblock in 60 procentigen Alkohol gebracht werden und in ihm einen Tag bleiben. Der Vorzug dieser Methode der erstbeschriebenen gegenüber besteht darin, dass die Verbindung eine zuverlässigere zu sein pflegt, dass man ferner niemals Gefahr läuft, dass in Folge zu starken Austrocknens des Celloidins das eingeschlossene Object geschädigt wird.

Bei beiden Arten des Aufklebens hat man zu berücksichtigen, dass der aufgesetzte Celloidinblock um so stärker federt und um so leichter dem Messer des Mikrotoms ausweicht, je höher er bei einer gewissen Breite ist. Die Höhe wäre somit thunlichst zu reduciren. Sollte dies mit Rücksicht auf das zu bearbeitende Object nicht angehen, so muss der Block auch im Querdurchmesser entsprechend stärker genommen werden. Höhe und Breite sollen ungefähr die gleiche sein.

Nimmt man die Erhärtung der Einbettungsmasse in verdünntem Alkohol vor, so ist folgendes Verfahren angezeigt:

Um das eine Ende eines mit rauher Fläche versehenen, hier mit Aether befeuchteten und gereinigten Korkes oder, will man die Objecte längere Zeit in verdünntem Alkohol aufbewahren, eines kleinen Holzcylinders legt und befestigt man mittelst Bindfadens einen Streifen Schreibpapier in der Art, dass ein genügend grosses Kästchen entsteht, dessen Boden der Kork oder der Holzcylinder bildet. Der letztere ist in dem angeführten Fall vorzuziehen, weil bei Verwendung von Kork sich der Alkohol nach und nach bräunt und der Farbstoff auch in das Celloidin eindringt.

In das Kästchen giesst man vorsichtig, unter thunlichster Vermeidung von Blasenbildung, die die Consistenz eines dicken Syrups besitzende Einbettungsmasse und giebt in diese das Object. Auf dessen endgültige Orientirung ist bereits Rücksicht zu nehmen. Bei kuglichen Objecten, oder bei cylindrischen, von denen man Längsschnitte anzufertigen gedenkt, genügt ein entsprechendes Zurechtlegen am Boden des Gefässes mit der Nadel. Werden von cylindrischen

Pflanzentheilen oder bandförmigen Blattausschnitten Querschnitte beabsichtigt, so müssen beide vertical aufgerichtet und vermittelst dünner Nadeln fixirt werden. Allenfalls hierbei entstehende Luftblasen sind mechanisch durch Aufstechen etc. zu beseitigen.

In das dem Kästchen entgegengesetzte Kork- oder Holzende hat man einen mit einem Bleiknopf versehenen Nagel einzudrücken und das Ganze dann vorsichtig in ein Gefäss mit 60 procentigen Alkohol zu versenken. Nach zweitägigem Aufenthalt in solchem werden Papierstreifen und Fixirnadeln entfernt. Der Celloidinblock ist schneidbar.

Gegenüber der Erstarrung durch Verdunstung, hat diese Methode den Vorzug, dass eine zu bedeutende Erhärtung des Celloidins, das an der Luft nach und nach eine hornartige Beschaffenheit annimmt, ausgeschlossen ist. Die Einbettungsmasse tritt bei Syrupconsistenz und oft schon früher nicht mehr in den Pflanzentheil ein, während die Lösungsmittel in und ausserhalb desselben noch herausdiffundiren oder verdunsten können. Ein Schrumpfen der Gewebe noch im letzten Augenblick ist dann zu befürchten, das beim Erstarren der Masse in wasserhaltigem Alkohol vermieden wird. In solchem erhält das Celloidin eine weiche, knorpelähnliche Consistenz.

Hinsichtlich der feineren Orientirung des Objectes in dem Objecthalter des Mikrotoms etc. gilt im Allgemeinen das bei früherer Gelegenheit Gesagte[1]). In Bezug auf das Schneiden dagegen wäre Folgendes zu bemerken:

Zunächst ist nicht, wie bei den festen, widerstandsfähigen Paraffinblöcken, das Messer senkrecht zur Mittelschiene des Mikrotoms, sondern zu ihr nahezu parallel oder, wie man sagt, „längs" zu stellen. Ferner wird nicht, wie bei Paraffin, trocken, sondern feucht geschnitten. Das vollkommenste in dieser Hinsicht leisten die speciell hierfür construirten, mit Tauchvorrichtungen versehenen Mikrotome und in zweiter Linie Tropfvorrichtungen. Für Schnitte kleineren Umfanges reicht man wohl auch mit dem Benetzen des Messers und der Schnittfläche des Celloidinblockes aus. Auf letzteren wird ein Tropfen 60 procentigen Alkohols aufgegeben — man hat sich zu hüten, die Schnittfläche austrocknen zu lassen — auf ersteres giesst man, nachdem man die Schnittstelle mit einer Spur Vaselin

1) a. a. O. pag. 26 ff.

eingefettet hat, eine etwas grössere Menge verdünnten Alkohol. Dieser bleibt dann auf dem Messer stehen, die gemachten Schnitte schwimmen und lassen sich leicht mit der Nadel auf einen Objectträger, auf den man ebenfalls einige Tropfen Alkohol gegeben hat, übertragen.

Ein Entfernen des Celloidins von den Schnitten, das eine vollständig durchsichtige Scheibe bildet, ist unnöthig. Höchstens beschneide man da, wo man mehrere Schnitte auf einem Objectträger unterbringen will, mit einem scharfen Messer die Celloidinscheiben.

Was das Aufkleben der Schnitte anlangt, so kann dasselbe am einfachsten in der Art geschehen, dass man den Objectträger samt Schnitten, nachdem man den überflüssigen, wasserhaltigen Alkohol mittelst Fliesspapier abgesaugt hat, in eine Glasdose bringt, in der sich etwas Aether befindet. Die Aetherdämpfe bewirken ein Ankleben der Celloidinscheiben. Noch sicherer geht man, wenn man hierbei einen Objectträger verwendet, auf den zuvor ein dünnes Collodiumhäutchen aufgetragen wurde.

Im Allgemeinen ist, da man aus noch zu erörternden Gründen mit Serienschnitten weniger zu thun hat, das Aufkleben nur selten nöthig. Wo es sich um Einzelschnitte handelt, kommt man, da den eigentlichen Schnitt eine schon ziemlich umfangreiche Celloidinscheibe einschliesst, die bei vorsichtiger Behandlung dem Objectträger genügend fest aufliegt, ohne Aufkleben aus.

Die fernere Behandlung der Schnitte hängt davon ab, ob diese in wasserhaltige oder in harzige Einschlussmedien eingelegt werden sollen. Im ersten Fall (Glyceringelatine etc.) wird der verdünnte Alkohol durch Wasser verdrängt und dieses durch das Einschlussmittel ersetzt. Im anderen Falle entwässert man den Schnitt vermittelst 96 procentigem Alkohol (absoluter ist, weil er das Celloidin löst, zu vermeiden), giebt, nachdem man diesen abfliessen und nahezu verdunsten liess, ein ätherisches Oel, am besten Bergamottöl auf und schliesst dann in die Harzlösung ein. Dammarlack, Canadabalsam etc. stehen hier zur Verfügung.

Will man die Schnitte färben, so ist die Entfernung des Celloidins ebenfalls meist unnöthig. Die Färbung erfolgt am besten auf dem Objectträger und zwar je nach dem gewählten Farbstoff in Wasser oder in mehr oder minder stark verdünntem Alkohol. Färbt sich, wie dies zuweilen vorkommt, bei der ersten diffusen Ueberfärbung die Celloidinscheibe, oder bei aufgeklebten Schnitten die

Collodiumhaut mit, so hat das weniger zu sagen, weil mit der nachfolgenden Entfärbung (Differenzirung) durch Auswaschen mittelst geeigneter Reagentien das Celloidin wieder farblos zu werden pflegt.

In Bezug auf dünnes Schneiden steht, besonders wenn man keines der kostspieligen, mit Tauchvorrichtung versehenen Mikrotome zur Verfügung hat, die Celloidinmethode der Paraffineinbettung wesentlich nach. Es gelang mir nicht, zusammenhängende Schnitte unter 0,020 mm herzustellen. Reicht man hiermit bei einigermassen grosszelligem Gewebe auch aus, so ist dies hinsichtlich des kleinzelligen und besonders des protoplasmareichen keineswegs immer der Fall. Alsdann hätte, und es empfiehlt sich das zum Theil auch aus anderen Gründen, die Paraffineinbettung einzutreten.

Von solchen sei hier die ungleich geringere Sicherheit in der Herstellung grösserer Schnittserien genannt. Während bei dem Schneiden des festen Paraffinblockes selbst bei einer umfangreichen Serie nicht leicht ein Schnitt verunglückt, kommt das bei dem immerhin etwas elastischen, dem Messer gegenüber weniger widerstandsfähigem Celloidin öfter vor.

Ferner ist auch die Uebertragung der feuchten Celloidinscheibe auf den Objectträger eine weniger sichere.

Was das untersuchte Pflanzenmaterial anlangt, so wurden Vegetationspunkte von Stamm und Wurzel, weiche und festere Stamm- und Wurzeltheile, Laub- und Blüthenblätter und Sexualorgane in Celloidin eingelegt und verarbeitet.

Die Vegetationspunkte waren, obwohl sie thunlichst klein zurechtgeschnitten wurden, sehr schwer von Celloidin durchdringbar. Auch der Aufenthalt von über einem Monat in einer derartigen Lösung genügte zur vollständigen Durchtränkung nicht. Plasmacontractionen, Schrumpfungen und Zerreissungen der Gewebe sind vorhanden.

Bis zu gewissem Grade dasselbe gilt von Wurzel und Stammtheilen d i c h t u n t e r den Vegetationspunkten. Immerhin lässt sich hier nicht verkennen, dass die Schrumpfungserscheinungen etc. zurücktreten. In Einzelfällen kann das so weit gehen, dass in dieser Hinsicht leidlich brauchbare Präparate erzielt werden, wie dies beispielsweise für die Stammtheile mancher Coniferen oder die eine oder andere mono- oder dicotyle Wurzel zutraf.

Auch bei e t w a s älteren, weichen Stamm- und Wurzeltheilen — diejenigen der Wasserpflanzen ausgenommen — giebt die

Celloidineinbettung noch unsichere Resultate. Die Durchtränkung erfordert wiederum viel Zeit, sie ist meistens nicht unter 3 Wochen durchzuführen. Stammtheile der Coniferen — das Gewebe war bereits differenzirt — ferner Wurzelausschnitte mit bereits angelegtem Gefässbündel lieferten noch die besten Präparate. Zellwände und Plasma erwiesen sich als intact. In dieser Hinsicht wenig befriedigend waren die Bilder, welche die Bearbeitung mono- und dicotyler Stammtheile ergab.

In hohem Masse dagegen befriedigte die Celloidineinbettung bei Objecten wie Ranunculus fluitans, Ceratophyllum, Nymphaea, Hydrocharis und Hippuris. Bei der Leichtigkeit, mit der die Celloidinlösung der grossen Intercellularräume halber hier eindringt, bedurfte es nur eines achttägigen Einlegens in eine derartige Lösung. Die Vorzüge der Präparate gegenüber den durch Schneiden in Paraffin hergestellten bestehen vor allem in dem Fehlen irgendwie bedeutender Plasmacontractionen. Ferner waren die Zellwände so straff gespannt, wie das sonst nur bei lebendem Gewebe der Fall zu sein pflegt. Bei der Grosszelligkeit der meisten Gewebe genügte die erreichbare Schnittdicke.

Für alte, weiche Stammtheile mit grosszelligem parenchymatischen und geringfügigem, stärker verdicktem Gewebe, sowie bei ähnlich gebauten Wurzeln waren die Resultate im Grossen und Ganzen gute. Als Probeobject wurden Stammstücke von Begonia Rex Putz. var. gewählt, die, wie frühere Versuche ergaben, sehr empfindlich sind, in Paraffin leicht schrumpfen und dieserhalb stets für einige Stunden in lauwarm gesättigte Paraffinlösung gebracht werden müssen. Das Einlegen in Celloidinlösung dauerte 14 Tage. Die Zellwände der Präparate waren straff gespannt und zwar in höherem Maasse, als das bei Benutzung von Paraffin der Fall ist. Ferner erwies sich das Plasma, das bei Paraffineinbettung mehr oder minder bedeutende Contractionen zeigt als intact.

Mit den Stammtheilen von Zebrina procumbens Schniz., einem dicken Blüthenstiel von Hyacinthus orientalis L. und Wurzelstücken dieser Pflanze verhielt es sich ähnlich. Das Rindengewebe letztgenannter Wurzel, das in Paraffin leicht schrumpft, blieb gut erhalten. Die erreichbare Schnittdicke war für diese Fälle nicht nur eine ausreichende, es konnte sogar manchmal darüber hinausgegangen werden.

Blüthenblätter und Sexualorgane lassen sich in ihrem Verhalten hier anschliessen. Kleine Ausschnitte ersterer zeigten sich nach 20 tägiger Behandlung mit Celloidin genügend durchtränkt. In die Höhlungen der Fruchtknoten tritt die Lösung leicht, in die Samen-Knospen dagegen weit schwerer. Jüngere derartige Bildungen, oder solche, die überhaupt klein bleiben, geben im Allgemeinen günstige Resultate. Die Präparate besassen die oben erwähnten Vorzüge. Bei älteren, grösseren Samenknospen dagegen war der Erfolg zweifelhaft.

Stamm- und Wurzeltheile von festem Gefüge sind für die Celloidineinbettung wenig geeignet. Wie wir sahen, ist der Celloidinblock etwas elastisch. Sind in ihm härtere Objecte eingeschlossen, die von dem Messer schwerer geschnitten werden, diesem somit grösseren Widerstand entgegensetzen, so weicht der Block leicht aus, die Schnitte werden ungleich dick oder sie müssen so dick genommen werden, dass sie sich für die mikroskopische Untersuchung meist als unbrauchbar erweisen.

Die Laubblätter endlich sind — vorausgesetzt, dass man kleine Ausschnitte verwendet — gut durchdringbar. Ein 8—12 tägiger Aufenthalt in der sich verdickenden Celloidinlösung genügt in den meisten Fällen für die Durchtränkung. Die Präparate fallen sehr gut aus. Zellwände und Plasma sind fast immer intact.

Auch bereits festere Blätter, wie diejenigen von Clivia nobilis Lindl. können, wenn man nicht gerade auf das Minimum der Schnittdicke reflectirt, noch geschnitten werden. Alsdann thut man allerdings gut, das Object im Verhältniss zu der umgebenden Celloidinmasse thunlichst klein zu nehmen, so dass es dem Messer einen möglichst geringen Widerstand entgegensetzt.

Der Paraffineinbettung gegenüber zeigt besonders bei Blättern der Celloidineinschluss noch weitere Vorzüge. Spannungen der in Paraffin vollständig trockenen Zellwände äussern sich in welligem Zusammenziehen oder Fälteln der bandförmigen Schnitte. Die Spaltöffnungen sind geschlossen. In einer Anzahl von Fällen werden sogar die die Schliesszellen umgebenden Partieen der epidermalen Gewebe nach der Athemhöhle hin mehr oder weniger tief in das Blatt hineingezogen. Die aus Celloidinmaterial gewonnenen Schnitte geben dagegen mehr die natürlichen Verhältnisse, sie müssen, um

diese beizubehalten, allerdings, wie gleich hier bemerkt werden soll, in wasserhaltige Medien eingeschlossen werden.

Von festen Blättern wurden diejenigen von Bromelia antiacantha Bert. untersucht. Der zahlreichen, mechanischen Zellformen wegen muss allerdings sehr dick geschnitten werden. Das war indessen hier weniger von Belang, weil sich unser Interesse ganz auf das Verhalten des räumlich etwa die Hälfte des Blattes ausmachenden Wassergewebes richtet. Dieses ist aussergewöhnlich empfindlich, es schrumpft beim Einbetten in Paraffin, selbst wenn dasselbe aufs vorsichtigste in lauwarm gesättigter Lösung vorgenommen wurde, bis zur Unkenntlichkeit. Bei der Celloidineinbettung fällt nun die Schrumpfung vollständig fort, wir haben hier einen Fall vor uns, der, wenn auch die Präparate aus bereits erwähnten Gründen sehr unvollkommen sind, doch hinsichtlich des Wassergewebes die Vorzüge der Celloidinmethode schlagend beweist.

Fassen wir die letzteren auf Grund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zusammen, so zeigt sich, dass die Objecte weitaus mehr ihre ursprüngliche Beschaffenheit beibehalten, als bei der Paraffineinbettung. Dies ist besonders für jugendliche oder dauernd zarte Zellwände, ebenso aber auch für das Plasma und seine Inhaltskörper von Bedeutung. Wenn es der Specialuntersuchung des letzteren gilt, wo die feinere Structur und unter Umständen auch der Verlauf der Zellwände erforscht oder wo aus irgend einem Grunde ein Verfahren gewählt werden soll, bei dem eine bedeutende und länger andauernde Erwärmung bei vollständiger Entwässerung zu vermeiden ist, da erscheint die Celloidinmethode von grossem Werth.

Den Vorzügen des Celloidinverfahrens stehen nun auch Nachtheile gegenüber.

Ganz abgesehen davon, dass es sich nur für eine beschränkte Zahl von Objecten eignet, wäre hier die immerhin geringere Sicherheit des Schneidens zu nennen. Allzuviel hat dies nun insofern nicht zu sagen, als die Objecte, welche Serienschnitte erfordern, im Grossen und Ganzen diejenigen sind, für welche, wie bei Vegetationspunkten und Neubildungsheerden überhaupt, die Paraffinmethode, der sehr guten Resultate halber, noch die ausschliesslich angezeigte ist. Bei ganz oder nahezu ausgebildeten Objecten dagegen

hat das Ausfallen von Schnitten nur wenig Bedeutung, man schneidet hier sogar in der Regel absichtlich in gewissen Abständen.

Schwerer fällt schon die Unbequemlichkeit des Schneidens in Flüssigkeit ins Gewicht, sowie der Umstand, dass die Schnitte wesentlich dicker als bei der Paraffinmethode ausfallen. Der Hauptnachtheil endlich besteht darin, dass das Verfahren ausserordentlich zeitraubend ist, dass sich auch von vornherein meist nicht mit Sicherheit sagen lässt, wie lange ein bestimmtes Object in der dünnen Celloidinlösung zu liegen hat und wie schnell oder wie langsam diese zum Eindicken gebracht werden muss. Versuche in dieser Richtung sind somit kaum zu umgehen.

Damit erscheint es wünschenswerth, die Anwendung der Celloidinmethode auch in den Fällen, in denen sie gutes oder gar vorzügliches leistet, thunlichst einzuschränken. Das praktische Interesse gebot zu untersuchen, ob durch Modification der schnell durchführbaren Paraffineinbettung dieser noch der eine oder andere Vorzug des Celloidins gesichert werden kann. In dem folgenden Kapitel wird gezeigt werden, in wie weit dies möglich ist.

II. Die Paraffineinbettung.

Gelegentlich früherer Versuche hat es sich herausgestellt, dass da, wo man ohne vermittelnde Behandlung mit lauwarmer Paraffinlösung das dem Chloroform entnommene grosszellige und protoplasmaarme Object in letzterer Flüssigkeit und festem Paraffin in den auf 56 ° regulirten Wärmeschrank bringt, Gefahr vorhanden ist, dass das Chloroform ganz oder theilweise gasförmig aus dem Pflanzentheil entweicht, ein succesives Eindringen mehr und mehr concentrirter Paraffinlösung und endlich reinen Paraffins somit nicht oder nur ungenügend stattfindet. Bedeutende Gewebeschrumpfungen sind dann die Folge, die bei Benutzung der lauwarmen Paraffinlösung zwar wesentlich verringert, für eine Anzahl von Objecten aber nicht völlig beseitigt werden können. Es schien somit angezeigt, ein Lösungsmittel zu verwenden, das einerseits schon bei gewöhnlicher Temperatur grössere Mengen Paraffin aufnimmt und andererseits einen hohen Siedepunkt hat. Xylol besitzt diese Eigenschaften. In solches wurden leicht schrumpfende Objecte, wie Stammtheile von Begonien

und Blätter von Bromelia antiacantha gebracht, und in Paraffin eingebettet. Bis zur völligen Verdunstung des Lösungsmittels war meist ein dreitägiger Aufenthalt in dem auf 56° regulirten Wärmeschrank erforderlich. Es zeigte sich nun, dass dieses Verfahren im Allgemeinen nicht mehr leistet als die Chloroform-Paraffineinbettung, vorausgesetzt, dass sie unter Verwendung der lauwarm gesättigten Lösung vorgenommen wird. Letztere Methode wäre somit vorzuziehen.

In neuerer Zeit bringe ich sämmtliche einzulegende Objecte in eine derartige lauwarme Lösung und verwende hierzu auch nicht mehr die seiner Zeit empfohlene Chloroformbutter (Paraffin bei 35° C. in Chloroform gelöst und erkalten lassen), sondern gebe die entwässerten, in Chloroform befindlichen Pflanzentheile in das endgültige Quantum letzterer Flüssigkeit und festen Paraffins. Etwa drei Stunden lang werden dann die Objecte einer Temperatur von 35° ausgesetzt und gelangen dann zur völligen Verdunstung des Lösungsmittels in den auf 56° regulirten Wärmeschrank. Erstere Erwärmung kann, wie früher beschrieben[1]), auf dem Schranke vorgenommen werden.

Es handelte sich nun darum, zu prüfen, ob besonders den leichter schrumpfenden Objecten nicht, entsprechend der Celloidinmethode, die ursprüngliche Beschaffenheit wiedergegeben werden kann.

In dieser Hinsicht bot eine frühere Beobachtung Fingerzeige. Präparate mit allerdings nur leichter Schrumpfung besserten sich bei dem Aufenthalt in Wasser merklich oder erlangten, waren die dünnen Zellwände nur etwas schlaff, auch wohl gar wieder ihr natürliches Ansehen. Es lag nahe, anzunehmen, dass sich noch bessere Resultate erzielen lassen, wenn man nicht, wie das der Fall war, aufgeklebte Schnitte, die in ihrer Ausdehnung seitens des Collodiumhäutchens behindert werden, behandelt, sondern loses Schnittmaterial.

Bringt man nun solches in Wasser, so ergiebt sich in der That das auch in rein theoretischer Hinsicht interessante Resultat, dass die zuvor ausgetrockneten Zellmembranen unter Deckung ihres Wasserverlustes wieder vollständig straff werden. Um zu sehen, in wie weit dies der Fall ist, wurden sehr empfindliche

1) a. a. O. pag. 13.

Objecte, wie Stammtheile von Begonien und die Blätter von Bromelia etc. ohne Vermittlung der lauwarm gesättigten Paraffinlösung eingebettet, sie schrumpften mithin zum Theil bis zur Unkenntlichkeit. Mit der Uebertragung derartiger Schnitte in Wasser erlangte nicht nur das sehr zartwandige grosszellige Parenchym der Begonia, sondern auch das Wassergewebe der Bromelia wieder die ursprüngliche Beschaffenheit. Aehnlich war der Erfolg bei stark geschrumpften anderweitigen Objecten, die schon über ein Jahr in Paraffinblöcken eingeschlossen lagen[1]). Man erhält Bilder, wie man sie sonst nur an frischem, völlig turgescentem Gewebe zu sehen gewohnt ist. Die zarten, grossen Wände des Parenchyms erscheinen aufs schärfste gespannt, obwohl die Gewebe längst getödtet sind.

Die Wasseraufnahme erfolgt seitens der eingetrockneten Membranen plötzlich. Stark geschrumpfte, im Volumen zurückgegangene Schnitte, besonders solche mit überwiegend parenchymatischem Gewebe, vergrössern sich zusehends im Wasser. Die Volumenzunahme kann bis 25 % betragen.

Von Interesse ist hierbei das Verhalten mancher Blätter, die, wie wir oben gesehen haben, nach der Einbettung in Paraffin nicht nur geschlossene Spaltöffnungen besitzen, sondern bei denen auch die die Schliesszellen umgebenden epidermalen Partien mehr oder minder tief in das Blatt hineingezogen werden. Die hierzu führenden Spannungen der ausgetrockneten Membranen und Gewebe werden bei Wasserzusatz wieder ausgeglichen. Die zuvor welligen Schnitte glätten sich, unter Oeffnen der Spaltöffnungen wird die frühere Beschaffenheit wieder erreicht.

Derartige Ergebnisse lieferten nicht nur so ziemlich alle die gelegentlich meiner Untersuchungen über die Paraffineinbettung bearbeiteten Objecte, sondern auch zahlreiche neu hinzugekommene, aus allen Gebieten der Pflanzenanatomie. Fälle, in denen, aus bis

---

1) In Paraffin eingeschlossene Pflanzentheile, die sich, wie das bei bestimmten Objecten zutrifft, in Folge der starken Austrocknung schlecht schneiden oder wohl gar zerbröckeln, lassen sich in vielen Fällen durch Einbringen in Wasser wieder schneidbar machen. Man lege den Block 6—12 Stunden in Wasser. Von solchem dringt trotz der Paraffineinhüllung und zwar ausgehend von der Schnittfläche, ein zwar sehr geringes, immerhin aber für den gedachten Zweck genügendes Quantum langsam ein. Vor dem Schneiden ist die Schnittfläche wieder abzutrocknen.

jetzt nicht aufgeklärten Ursachen, die Resultate nicht völlig befriedigen, gehören zu den Seltenheiten.

Im Hinblick auf das Mitgetheilte hat die Präparation folgenden Gang zu nehmen:

Die von dem Messer genommenen Schnitte werden auf dem Objectträger in etwas Terpentinöl gebracht und mit einem das Auflegen eines Deckglases nicht erfordernden schwachen Objectivsystem geprüft, wobei Unbefriedigendes auszumustern ist. In Berücksichtigung immerhin möglicher späterer Verluste an Schnitten lässt man zweckmässigerweise von solchen zwei bis drei auf dem Objectträger und wäscht zunächst vermittelst mehrerer Tropfen reinen Terpentins aus.

Hierzu, sowie für die noch folgenden Reagentien kann man sich mit Vortheil der neuerdings käuflichen Tropfgläser bedienen, deren Stöpsel mit einem abstehenden Zapfen versehen ist, der seinerseits eine Rinne besitzt. Bei einer bestimmten Stellung des Stöpsels communicirt diese mit einer zweiten, zwischen Hals und Stöpsel der Flasche führenden Rinne, es kann Flüssigkeit in gleichmässigen Tropfen in dem Maasse austreten, als an entgegengesetzter Stelle vermittelst einer ähnlichen Vorrichtung Luft in das Gefäss eintritt. Die Flasche selbst wähle man nicht zu gross, weil andernfalls, was für unsere Zwecke nicht vortheilhaft ist, die Einzeltropfen zu stark sind.

Der Behandlung der Schnitte mit Terpentinöl folgt eine solche mit absolutem Alkohol. Bilden sich auf ihm Häutchen, so war das Paraffin nicht genügend entfernt worden, man hat nochmals Terpentinöl aufzugeben.

Beide Flüssigkeiten werden von den Schnitten gut angenommen. Anders verhält sich das bei der jetzt folgenden Behandlung mit Wasser. Diese hat sehr vorsichtig zu geschehen, wenn nicht die Schnitte, die sich auf dem Wassertropfen lebhaft bewegen, zusammenklappen, oder, was damit meist gleichbedeutend ist, unbrauchbar werden sollen. Die Gefahr, dass Derartiges geschieht, ist am grössten bei Objecten, welche überwiegend aus dünnwandigem, parenchymatischem Gewebe bestehen.

Am zweckmässigsten verfährt man folgendermassen:

Man lässt von einem der Schnitte den Alkohol ablaufen und etwas abdunsten und giebt an etwas entfernterer Stelle des Object-

trägers einen kleinen Wassertropfen auf. Diesen lenke man unter Neigen des Objectträgers langsam und zwar so gegen den Schnitt, dass eine Randzone des letzteren, von der aus die Wasseraufnahme zu erfolgen hätte, getroffen wird. Beginnt der Schnitt sich hierbei allzu lebhaft zu bewegen, so lasse man den Wassertropfen wieder etwas zurücktreten. Hier, wie bei der Einleitung des Verfahrens ist stets darauf zu achten, dass der noch ganz oder theilweise mit Alkohol gesättigte Schnitt nicht eintrocknet. Die andernfalls entstehenden Luftblasen sind oft schwer zu entfernen.

Die meiste Mühe verursachen die schmalen und langen Schnitte, besonders der zarten Blätter, welche sich sehr leicht drehen, dabei mehrfach einknicken und sich theilweise über einander legen. Wird hierdurch das Präparat auch nicht vollständig unbrauchbar, so ist es doch in seiner Eleganz aufs wesentlichste geschädigt. Es empfiehlt sich hier, gleich zu Anfang eine Stelle des Objectträgers mit etwas Collodium-Nelkenöl zu bestreichen und den von dem Messer genommenen Schnitt so aufzulegen, dass ein kleiner Theil festklebt. Der Schnitt ist dann wenigstens an einer Stelle fixirt. Die folgenden Operationen sind dann so durchzuführen, dass die Flüssigkeiten stets von der fixirten nach der losen Partie abfliessen. Durch Aufgeben nur kleiner Tropfen und vor allem durch entsprechendes vorsichtiges Neigen des Objectträgers verhüte man thunlichst ein Schwimmen des Schnittes, denn gerade hierbei findet das Drehen und Einknicken statt.

Die Schnitte hier oder bei früherer Gelegenheit in Uhrgläsern zu behandeln, empfiehlt sich nach meinen Erfahrungen keineswegs. Obwohl es auf diese Weise möglich wäre, den Alkohol durch vorsichtiges Zugeben von Wasser nach und nach zu verdünnen und schliesslich durch reines Wasser zu ersetzen, wodurch sich lebhaftere Bewegungen der Schnitte und die hiermit zusammenhängenden nachtheiligen Folgen verhüten lassen, ist das Endresultat kein günstiges. Die Schnitte sind, gegenüber den nach der alten Schneidemethode hergestellten, ausserordentlich dünn, sie lassen sich nicht mit der wünschenswerthen Sicherheit auf den Objectträger bringen, sie werden vielmehr bei dem Herausfischen leicht verletzt oder legen sich ebenfalls zusammen.

Von weitaus besserem Erfolg ist die ausschliessliche Behandlung auf dem Objectträger, auf dem auch die noch zu be-

schreibenden Färbungen vorzunehmen sind. Bei einiger Uebung hat man nur verhältnissmässig selten den Verlust von Schnitten zu beklagen; tritt ein solcher Fall ein, so sind immer noch die schon erwähnten Reserveschnitte vorhanden.

Ein Versuch, zusammengeklapptes Material zu retten, kann übrigens in der Art unternommen werden, dass man den Schnitt auf einem Wassertropfen schwimmen lässt und den Objectträger schüttelt. Die Schnitte breiten sich dann zuweilen wieder aus.

Weniger empfindlich als die zarten Laubblätter sind dem Wasser gegenüber diejenigen von festerem Gefüge (Clivia, Nerium etc.) und ebenso Längsschnitte, selbst weicherer Stammtheile. Ein partielles Aufkleben auf den Objectträger ist hier nicht erforderlich.

Die fernere Behandlung der Schnitte richtet sich danach, ob man in wasserhaltige Medien, seien es nun solche, die flüssig bleiben (essigsaures Kali, Chlorcalciumlösung), oder solche, die fest werden (Glyceringelatine, Gummi - essigsaures Kali) einschliessen will, oder in Harzlösungen, die eine totale Entwässerung bedingen.

Erstere Substanzen sind ausschliesslich angezeigt bei den oben erwähnten, in ausgetrocknetem Zustande welligen Schnitten, die sich bei Wasserzusatz glätten. Der hier nothwendige feuchte Einschluss ist sehr einfach. Man hat nur das Wasser von den Schnitten abfliessen und diese unter Vermeiden des Eintretens von Luft etwas abdunsten zu lassen, bevor man das Einschlussmittel aufgiebt. Grössere Vorsicht wird bei der Verwendung von Glyceringelatine nothwendig, die ein leichtes Erwärmen des Objectträgers voraussetzt.

Neben Objecten der gedachten Art empfiehlt sich der feuchte Einschluss, sei es ausschliesslich, sei es neben dem trocknen, da, wo es sich um die Untersuchung des feineren Baues stärker verdickter Zellwände, sowie des Plasmas und seine Einschlüsse handelt. Endlich ist dieser Einschluss auch wohl da angezeigt, wo man einem dünnwandigen, grosszelligen Parenchym auf's genauste die ursprüngliche Beschaffenheit sichern will.

In letzterer Hinsicht wäre allerdings zu bemerken, dass, vorausgesetzt die oben genannten Membranspannungen sind nicht vorhanden und die noch zu beschreibenden Operationen werden mit entsprechender Vorsicht vorgenommen, die Gefahr einer wesentlicheren Schädigung der Schnitte auch bei trocknem Einschluss nicht sehr gross erscheint.

In Harzlösungen habe ich beispielsweise die sehr leicht schrumpfenden Schnitte von Begonienstämmen, sowie in sehr grosser Zahl solche von parenchymatischen Pflanzentheilen aus allen Gebieten der Anatomie eingeschlossen, ohne dass die Eleganz der Präparate gelitten hätte. Es bedarf schon des Vergleichs trockener und feucht eingelegter Objecte, um überhaupt festzustellen, dass die Zellwände bei letzterem Einschluss eine Nuance schärfer gespannt sind als bei ersterem, Unterschiede, die oft der praktischen Bedeutung entbehren.

Immerhin könnte die Frage aufgeworfen werden, ob man nicht stets den feuchten Einschluss wählen soll. In Bezug hierauf wäre zu berücksichtigen, dass, wenngleich sich derselbe nach meinen Erfahrungen gut bewährt — Präparate, die schon über ein Jahr in Glyceringelatine oder in Gummi-essigsaurem Kali liegen, haben sich vollständig befriedigend gehalten — der Einschluss in Harzlösungen immerhin als der dauerhaftere bezeichnet werden muss. Hierauf ist bei dem Anlegen einer Präparatensammlung Werth zu legen. Die nachtheiligen Eigenschaften der Harzlösungen aber, welche besonders in zu starker Aufhellung der Schnitte bestehen, fallen für die Folge weg, weil man, wie noch gezeigt werden wird, für die dünnen Paraffinschnitte die Färbung doch schliesslich nicht wohl entbehren kann.

Die Behandlung der in Harze einzulegenden Schnitte ist die Folgende:

Aus dem Wasser kommen diese zunächst in absoluten Alkohol, den man bis zur vollständigen Entwässerung tropfenweise dem Objectträger zugiebt und abfliessen lässt. Die Alkoholbehandlung bringt die Schnitte, welche hierbei erhärten, nicht in Gefahr.

Ein directes Uebertragen derselben in die Harzlösung geht, bei der Empfindlichkeit, selbst minimalen Wasserresten gegenüber, nicht immer an. Solche lassen sich aber bei der Anziehungskraft des Alkohols für Wasser aus der umgebenden Luft nicht ganz ausschliessen. Hier bedarf es des Einschiebens eines ätherischen Oels.

Zu diesem Zweck verwendet man am besten Bergamottöl, dem gegenüber auch Anilinfarben widerstandsfähig sind. Origanumöl greift derartige Farbstoffe an. Nelkenöl ist bei aufgeklebten Schnitten zu vermeiden, weil es den Klebstoff, das Collodium löst.

Das ätherische Oel wird von den Schnitten nicht ganz leicht angenommen. Man hat zwei bis drei Tropfen aufzugeben und durch leichte Bewegung des Objectträgers die Annahme zu erleichtern. Ein Schnittverlust wird hierbei nur selten zu beklagen sein.

Vor Aufgabe der Oeltropfen lässt man den Alkohol, der schliesslich, zur thunlichsten Vermeidung der Wasseranziehung, reichlicher und etwas schnell zugesetzt werden soll, abfliessen und wischt mit dem Tuche um das Präparat herum ab. Dieses muss nun etwas abdunsten, wobei das Eintreten von Luft zu vermeiden wäre. Bei einiger Uebung trifft man unschwer den Zeitpunkt, in dem das ätherische Oel aufgegeben werden muss.

Hier kommt es nun — und zwar besonders bei aufgeklebten Schnitten, deren Collodiumunterlage das Wasser nicht so leicht vollständig abgiebt — manchmal vor, dass durch noch vorhandene Wasserreste Trübungen eintreten. Dieselben vergehen indessen, lässt man das Präparat bis zu fünf Minuten in dem ätherischen Oel, in Folge von Verdunstung gewöhnlich von selbst. Nöthigenfalls wäre auch das Oel durch frisches zu ersetzen. Jedenfalls darf die Harzlösung nicht eher aufgegeben werden, als bis die Trübung geschwunden ist.

Mit vollständiger Aufhellung lasse man das Oel abfliessen und beseitige es durch Abwischen möglichst vollständig. Harzlösung und Deckglas können dann aufgegeben werden.

Bei allen diesen Operationen ist eine mechanische Beeinträchtigung der Schnitte thunlichst zu vermeiden. Der erhärtenden Wirkung des Alkohols halber sind diese äusseren Eingriffen gegenüber zwar ziemlich widerstandsfähig. In Oel dagegen geht die Widerstandsfähigkeit verloren, es werden in ihm die Zellwände weich. Sollen die Präparate die oben erwähnte elegante Beschaffenheit erhalten, so ist jede mit Reibung verknüpfte Bewegung oder gar Druck zu vermeiden und zwar erstere bei der Behandlung auf dem Objectträger, letztere bei dem Auflegen des Deckglases. Am besten wird der Schnitt schon gelegentlich der Alkoholbehandlung an die richtige Stelle des Objectträgers gebracht und der Zusatz resp. der Wechsel der aufzugebenden Flüssigkeiten unter thunlichster Vermeidung einer Veränderung der Lage vorgenommen. Sollte dessenungeachtet eine Verrückung erfolgen, so ist der Schnitt schwimmend an die richtige Stelle zurückzuführen. Am empfind-

lichsten sind auch hier Objecte mit überwiegend grosszelligem und dünnwandigem Parenchym.

Ein Druck seitens des Deckglases ist, giebt man nur einen genügend starken Tropfen der Harzlösung auf, deren verhältnissmässig dickflüssiger Beschaffenheit halber, kaum zu befürchten. Weitaus eher kommen Verletzungen der Schnitte vor, wenn diese bei ungeschicktem Auflegen des Deckglases, nahe an dessen Ränder rücken und an die richtige Stelle gebracht werden sollen. Hierbei darf man nicht die Nadel zu Hülfe nehmen. Man versuche vielmehr unter Aufgeben eines Tropfens der Harzlösung an den Rand des Deckglases dieses durch Neigen des Objectträgers so zu verschieben, dass der Schnitt wieder die richtige Lage erhält. Der Ueberschuss des Einschlussmittels werde dann mittelst Fliesspapier wieder entfernt.

Die beschriebene Präparationsmethode beruht auf der Behandlung l o s e r Schnitte. Auch Schnittserien lassen sich auf diese Weise herstellen. Der Aufwand von Zeit wird indessen für solche, schon der erforderlichen zahlreichen Objectträger halber, ein sehr bedeutender, die Sicherheit des Verfahrens aber, im Hinblick auf auch mögliche Schnittverluste, keine unbedingte sein. Es ist nun ein günstiger Umstand, dass in der Praxis die Objecte, welche, wie Vegetationspunkte oder Neubildungsheerde überhaupt, vor allem Schnittserien erfordern, nach dem älteren Paraffinverfahren, unter Benutzung von Klebemitteln, bearbeitet werden können. Es bedarf bei ihnen keiner nachträglichen Behandlung mit Wasser zum Zwecke des Aufquellens der Zellwände, die aus Gründen, welche mit dem Protoplasmareichthum derartiger Gewebe zusammenhängen, intact bleiben.

Auf Grund der Ergebnisse des modificirten Präparationsverfahrens gelingt es somit — und hierauf kommt es ja, wie wir schon am Ende des vorigen Kapitels gesehen haben, an — die Fälle, in denen die so zeitraubende Celloidineinbettung angezeigt ist, zu beschränken. Diese bleibt im Grossen und Ganzen für die Untersuchung des Plasmas und seiner Inhaltsbestandtheile oder den feineren Bau der Zellwand reservirt. Die grosse Zahl von Objecten dagegen, bei denen es mehr auf das Zellnetz ankommt, werden in Paraffin eingebettet und je nach Erforderniss mit oder ohne Benutzung von Klebmitteln verarbeitet. In letzterem Fall wird

allerdings der protoplasmatische und sonstige Inhalt aus angeschnittenen Zellen manchmal hinweggeschwemmt. Da indessen die Mehrzahl der Zellen ihr Protoplasma behalten, so hat dies weniger zu sagen.

Erwähnt sei noch, dass sich die Behandlung loser Schnitte bei einiger Uebung sehr rasch durchführen lässt, rascher, als es nach obiger Beschreibung den Anschein haben dürfte.

III. Die Einschlussmedien.

Mit der Vervollkommnung der Schneidetechnik und den damit erzielten, ganz wesentlich dünneren Schnitten erlangen die Einschlussmittel eine erhöhte Bedeutung. Während man bei den mit freier Hand hergestellten, verhältnissmässig dicken Schnitten im Grossen und Ganzen mit dem so beliebten Glycerineinschluss, der erst in neuster Zeit mehr und mehr durch die bequemer zu handhabende Glyceringelatine verdrängt wird, auskam, ist es jetzt von Wichtigkeit für bestimmte Schnitte, je nach ihren Geweben oder der Behandlung, besonders mit Rücksicht auf das Lichtbrechungsvermögen die geeigneten Einschlussmedien zu wählen. Um die feineren Structurverhältnisse thunlichst hervortreten zu lassen, handelt es sich bei ungefärbten Schnitten im Allgemeinen um schwach lichtbrechende Substanzen, es sind stark lichtbrechende meist nur bei Färbungen angezeigt.

Was zunächst die ersteren anlangt, so stehen hier die in der Histologie schon früh angewandten Chlorcalciumlösungen schwächerer oder stärkerer Concentration und essigsaures Kali zu Verfügung.

Die Chlorcalciumlösung ist, geht man in Bezug auf den Concentrationsgrad mit der nöthigen Vorsicht vor, für zartwandiges Parenchym, protoplasmareiche Gewebe etc. noch immer empfehlenswerth. Aehnlich verhält es sich mit essigsaurem Kali in der officinellen Lösung, nur dass hier gerade in plasmareichen Gewebetheilen unter Umständen störende Trübungen nicht ganz ausgeschlossen sind. Was indessen einer allgemeineren Verwendung beider Substanzen wohl am meisten entgegensteht ist, dass man jetzt schwerlich wieder zu Einschlussmedien zurückgreifen wird, welche die Herstellung eines Lackverschlusses erfordern. Derselbe ist nicht

nur zeitraubend, sondern für die Dauer auch meist unzuverlässig. Ausserdem beeinträchtigt der Lackrand — und das ist für Schnittserien von Bedeutung — die räumliche Ausnutzung der Deckgläser. Es müssen diese zum Schutze empfindlicher Schnitte nicht selten mit den sogenannten Wachsfüsschen versehen werden, wenn anders man den Lackrahmen nicht unter das Deckglas greifen lassen will.

Letzteres Verfahren, bei dem man nun bestimmte Lacke verwenden kann, wäre bezüglich der Haltbarkeit zwar vorzuziehen, seine bedenkliche Seite ist indessen die, dass man hinsichtlich des aufzugebenden Tropfens des Einschlussmittels schwer ganz genau das Richtige trifft und beim Auflegen und Andrücken des Deckglases einerseits Gefahr läuft, dass dieses für die Verwendung starker Objectivsysteme zu hoch zu liegen kommt und andererseits, dass der Schnitt durch Druck geschädigt wird.

Die in neuerer Zeit in Aufnahme gekommene Glyceringelatine, in der sich auch tingirte Objecte nicht schlecht halten, hat den Vorzug, dass sie nicht ganz so stark aufhellt, wie das für Einschlusszwecke jetzt ziemlich entbehrliche reine Glycerin. Auch der lästige Lackverschluss ist nicht unbedingt erforderlich. Die gelegentlich meiner Untersuchung über Paraffineinbettung hergestellten Präparate sind nahezu alle in Glyceringelatine eingelegt; ich besitze ausserdem auch von früheren Arbeiten eine grosse Zahl bis zu vier Jahre alter Glyceringelatine-Präparate. Diese lehren nun — es bezieht sich dies durchgängig auf ungefärbte Objecte — dass die Schnitte, welche kurze Zeit nach der Präparation sehr befriedigend waren, sich mit dem Alter stark, ja für bestimmte Gewebe zu stark aufhellen und in dieser Hinsicht dann nur unwesentlich hinter den in reinem Glycerin eingeschlossenen zurückstehen. In erster Linie leiden hierdurch sehr zartwandige Gewebe. Besser treten die Structurverhältnisse schon bei derbwandigem Parenchym hervor, zumal, wenn mit solchem, wie bei dicotylen älteren Wurzeln, anderweitige Zellelemente, seien es nun mechanische, seien es die hell aufleuchtenden Gefässe in Gegensatz treten. An sich befriedigen auch stark verdickte, eventuell geschichtete Zellen, obwohl hier nicht zu verkennen ist, dass die Structurdetails schwach herauskommen. Minder stark lichtbrechende Medien sind auch hier vorzuziehen.

Erwähnenswerth ist, dass unter den mehrjährigen Präparaten sich auch einige befanden, bei denen wohl in Folge der Verdunstung der der Glyceringelatine zugesetzten Carbolsäure, das Einschlussmittel, ausgehend von den Rändern des Deckglases, stark angegriffen und der Schnitt somit an der betreffenden Stelle unbrauchbar war. Derartige Präparate sind auch kaum mehr nachträglich zu retten. Während bei den noch zu besprechenden Einschlussmedien ein Umlegen der Schnitte mit Leichtigkeit auszuführen ist — man hat nur den Objectträger einige Zeit in das Lösungsmittel der Einschlussmasse zu bringen, so hebt sich das Deckglas und kann ohne Verletzung des Präparates weggenommen werden — ist dies bei Glyceringelatine nicht der Fall. Die dünne, zwischen Deckglas und Objectträger befindliche Schicht lässt sich durch heisses Wasser zwar erweichen, sie wird aber schwer vollständig flüssig. Beim Neigen des Objectträgers schwimmt das Deckglas nicht ab, eine mechanische Nachhülfe wird erforderlich, bei der die Schnitte meistens zu Grunde gehen.

Als Einschlussmittel stehen ferner die Gummilösungen zur Verfügung.

Zunächst wäre hier die Farrant'sche (grosse Stücke von Gummi arabicum, Glycerin und concentrirte wässrige Lösung von arseniger Säure) zu nennen. In diesem Einschlussmedium — ich habe in Bezug auf dasselbe noch keine Erfahrungen — sollen sich mit Carmin oder Haematoxylin gefärbte Schnitte gut halten. Das Lichtbrechungsvermögen sei ein höheres als bei Glycerin, ein geringeres aber wie bei den Harzen.

Von den Hoyer'schen Einschlussmitteln[1]) besteht das eine für Haematoxylin- und Carminpräparate bestimmte aus Gummi, einer mehrprocentigen Lösung von Chloralhydrat und bis zu 10 Procent Glycerin, das andere, für Anilinfärbungen geeignete, ebenfalls aus Gummi in auserlesenen Stücken und einer officinellen Lösung von essigsaurem Kali. Beide sind syrupdicke Flüssigkeiten, die in Folge ihres hohen Gummigehaltes vom Rande des Deckglases nach und nach eintrocknen und hier einen festen Verschluss abgeben, der einen Lackrand überflüssig macht.

---

1) Zu beziehen von Dr. Grübler in Leipzig.

Die erstere Lösung hatte ich bis jetzt noch wenig Gelegenheit zu verwenden. Wo dies geschah, war indessen der Erfolg ein befriedigender. Gummi-essigsaures Kali dagegen benutze ich in ausgedehntestem Maasse.

Hier gestaltet sich das Einlegen der, wie bei den bereits besprochenen Einschlussmedien, feuchten Schnitte sehr einfach. Man lässt das Wasser abfliessen und den Schnitt ein wenig abdunsten, nachdem man zuvor, um das Präparat herum den Objectträger abgewischt hat. Alsdann werde ein der Grösse des Deckglases entsprechender Tropfen der Einschlussflüssigkeit nnd dann dieses selbst aufgegeben.

Die erwähnten Flüssigkeiten, und ebenso die noch zu besprechenden Harzlösungen bewahrt man am besten in kleinen, breithalsigen Glasflaschen mit über den Hals des Gefässes greifendem Glasverschluss auf. Ein kleiner, in der Flasche verbleibender Glasstab diene zur Entnahme der Tropfen.

Gelegentlich einer solchen hat man sich zu hüten, die Lösung umzurühren oder gar zu schütteln. Noch leichter wie bei der Glyceringelatine bilden sich andernfalls Luftblasen, die sehr lange festgehalten werden. Es bedarf schon eines mehrtägigen Stehens der Lösung bis diese wieder blasenfrei und verwendbar ist.

Erwähnt sei gleich hier, dass sich im Laufe der Zeit nicht selten Niederschläge bilden. Man hat alsdann die Flüssigkeit sich ruhig absetzen zu lassen und die Lösung vorsichtig, unter Zurücklassen jeglichen Bodensatzes in ein neues Glas zu giessen. An den Präparaten, für die stets klare Lösung zu verwenden ist, habe ich bis jetzt von einer Trübung nichts bemerkt.

Zur Vermeidung von Blasen ist auch beim Auflegen des Deckglases Vorsicht geboten. Entstehen dennoch solche, so gebe man reichlichere Mengen der Einschlussflüssigkeit an den Rand des aufgelegten Glases und lasse dieses, sobald es sich hebt, unter Neigen des Objectträgers über den Schnitt gleiten und zwar bis zum Hervortreten der zu entfernenden Luftblasen. Der Ueberschuss des Einschlussmittels ist schliesslich mittelst Fliesspapier zu beseitigen.

Ein Abheben des Deckglases mit der Nadel pflegt von einer so ausgiebigen Bildung von Blasen begleitet zu sein, dass dieselben nur selten entfernt werden können. Auch läuft man auf diese Weise Gefahr, das Object zu beschädigen.

Die fertigen Präparate sind wenigstens bis zum Eintrocknen der Randzone des Einschlussmediums unter einer Glasglocke ruhig liegen zu lassen. Nach zwei bis drei Tagen haften die Deckgläser zwar schon ziemlich fest an, es ist indessen ein vorsichtiges Aufbewahren bei horizontaler Lage noch längere Zeit zu empfehlen, weil stärkere Erschütterungen oder gar Druck eine Verschiebung des Deckglases zur Folge haben.

Gummi-essigsaures Kali hellt zwar schon ziemlich stark auf, doch geben sich, wohl unter der Einwirkung des essigsauren Salzes, die Structurverhältnisse der Schnitte deutlicher, als in Glyceringelatine oder reinem Glycerin. Eingelegt habe ich eine grössere Zahl ungefärbter Vegetationspunkte und Neubildungsheerde überhaupt. Nur in einzelnen Fällen und für bestimmte Objecte treten die Inhaltsbestandtheile der Zellen und besonders die Zellkerne körperlich etwas zu stark hervor oder sie werden wohl auch etwas dunkel. Zumeist war das Bild ein sehr befriedigendes.

Fast noch besser eignen sich für einen derartigen Einschluss Schnitte, in denen die mechanischen Zellformen überwiegen oder bei denen, wie bei dicotylen Wurzeln sich die hell aufleuchtenden Gefässe von den umgebenden, dünnwandigeren Zellformen scharf abheben.

Für sehr zartwandige und dabei protoplasmaarme Objecte dagegen könnte es zweifelhaft sein, ob man sich nicht besser der Chlorcalciumlösung bedient und es giebt auch jedenfalls Einzelfälle, in denen man zweckmässigerweise auf eine solche zurückgreift. Im Grossen und Ganzen dagegen wird man auf ein derartiges unbequemes Einschlussverfahren verzichten können, weil man hierher gehörige Schnitte meistens zu färben hat und dann in die leicht zu handhabenden Harzlösungen einschliesst. Der ebenso schnell auszuführende Einschluss in Gummi-essigsaures Kali steht dann für diejenigen ungefärbten Schnitte zur Verfügung, die man zum Vergleich mit den gefärbten aufheben will. Es empfiehlt sich stets, von einem und demselben Object beide Arten von Schnitten zu besitzen, sind doch die gefärbten immerhin Kunstproducte neben denen die, die natürlichen Verhältnisse gebenden ungefärbten sich nicht wohl entbehren lassen.

Nahezu ausschliesslich — nebenher kommt nur Gummi-Chloralhydrat für Carmin-Haematoxylinfärbungen, sowie in Einzelfällen und

für ganz besonders difficile, ungefärbte Objecte Chlorcalciumlösung in Betracht — ist Gummi-essigsaures Kali, einerlei ob man nun färbt oder nicht, dann angezeigt, wenn Schnitte in total ausgetrocknetem Zustande Spannungen der Zellwände wahrnehmen lassen und sich, wie wir bei den Blättern gesehen haben, fälteln. Auch wo man bei diesen die Spaltöffnungen offen zu sehen oder Präparaten den äussersten Grad von Spannung der Zellwände zu erhalten wünscht und endlich, wo es sich um das Studium des Plasmas, seiner Inhaltsbestandtheile oder den feineren Bau der Zellwand handelt, ist das genannte Einschlussmedium zu empfehlen, also vorzugsweise auch bei den nach dem Celloidinverfahren bearbeiteten Pflanzen.

Vorzüge der Gummieinschlüsse sind: Entbehrlichkeit des Lackrandes, Bequemlichkeit und Schnelligkeit des Verfahrens. Die Deckgläser lassen sich voll ausnutzen, es ist der Einschluss auch, so weit ich bis jetzt feststellen konnte – es stehen mir allerdings erst $1^1/_2$ Jahre alte Präparate zur Verfügung — ein dauerhafter. Sprünge oder Trübungen habe ich nicht beobachtet. Sollten sie sich wieder Erwarten im Laufe der Zeit hier und da einstellen, so wäre dies insofern nicht so schlimm, als sich ein Umlegen ja unschwer ausführen lässt. Man braucht das Präparat nur einen Tag in Wasser zu legen, so hebt sich das Deckglas und schwimmt ohne Verletzung des Schnittes ab.

Allerdings wird man zu einem Umlegen nur dann schreiten, wenn es sich um Schnittserien, also aufgeklebtes Material handelt, zu dessen Herstellung ein grösserer Zeitaufwand nothwendig war. Lose Schnitte müssten aus dem Wasser gefischt werden, was von zweifelhaftem Erfolg ist und meist mehr Arbeit macht, als das Anfertigen neuer Präparate, vorausgesetzt allerdings, dass man das betreffende, in Paraffin eingeschmolzene Object noch zur Verfügung hat. Dieses von der ersten Präparation her aufzuheben empfiehlt sich, da es sich Jahre lang hält, unter allen Umständen. Man hebe indessen nur den von dem grossen, zum Einspannen in den Objecthalter bestimmten Paraffinblock abgeschnittenen, kleinen, das Object umschliessenden Block auf. Das Wiederaufschmelzen auf jenen geht so rasch von statten, dass es nicht zweckmässig ist, die grossen Klötze mit in die Sammlung zu übernehmen. Die kleinen

sind dagegen leicht in etiquettirten Papierkapseln unterzubringen und zu ordnen.

Celloidinmaterial, das in verdünntem Alkohol aufbewahrt werden muss, beansprucht mehr Raum. Hier empfiehlt es sich, den das Object einschliessenden Block samt Holzklötzchen einzulegen.

Von Harzen kommen für Einschlusszwecke vor allem Kolophonium, Dammarharz und Canadabalsam in Betracht. Die beiden ersteren werden bei Benutzung völlig flüchtiger Lösungsmittel hart, nehmen schliesslich krystallinisches Gefüge an und sind somit in dieser Form als Einschlussmittel unbrauchbar. Eine weiche, hierfür geeignete Consistenz dagegen behalten sie bei Lösung in Terpentinöl.

Was zunächst die Kolophoniumlösung angeht, so bediente ich mich ihrer mehrfach bei Vegetationspunkten, ferner Schnitten durch ältere und jüngere Pflanzentheile. Die Harzlösung ist die noch am schwächsten lichtbrechende. Ungefärbte Objecte sind kurz nach dem Einschluss und so lange das nicht völlig flüchtige Terpentinöl sich noch wenig oder nicht eingedickt hat, in jeder Hinsicht zufriedenstellend. Es schwinden auch bei stark verdickten Zellformen die durch das Schneiden veranlassten Rauhigkeiten der Schnittfläche optisch vollständig. Während nun für Gewebe mit zahlreichen mechanischen Zellen, auch nach längerer Zeit die Bilder, obwohl stark aufgehellt, doch noch befriedigend sind, gilt dies für irgendwie zartwandige Gewebe keineswegs. Solche pflegen schon nach vier Wochen so hell zu sein, dass von einem scharfen Hervortreten der Structurdetails nicht mehr die Rede ist. Die Aufhellung wird stärker als bei Glycerin oder Glyceringelatine.

Im Grossen und Ganzen würde die Kolophoniumlösung somit nur für gefärbte Schnitte und zwar dann in Frage kommen, wenn es sich um ein Medium von geringerem Lichtbrechungsvermögen als Dammarharzlösung oder Canadabalsam handelt, wofür nur ausnahmsweise ein Bedürfniss vorliegen dürfte. Dieserhalb habe ich auch noch keine genügenden Erfahrungen bezüglich der Dauerhaftigkeit der Anilin-, Carmin- und Haematoxylinpräparate in genanntem Einschlussmittel. Die Haltbarkeit an sich — ich besitze allerdings erst über ein Jahr alte ungefärbte Präparate — scheint eine zufriedenstellende zu sein. Ein Umlegen wurde in keinem Falle erforderlich.

Gegen Wasserreste ist Kolophoniumlösung weniger empfindlich als die beiden anderen Harze. Das Einschieben eines ätherischen Oeles wird, wenn die Schnitte mit absolutem Alkohol thunlichst vollständig entwässert worden sind, meist überflüssig sein. Das Einlegen geht wie bei den Gummilösungen schnell und bequem von statten. Diesen gegenüber, die bekanntlich leicht Luftblasen bilden, ist ein Vorzug noch insofern zu verzeichnen, als sich das Deckglas gut und ohne Blasenbildung auflegt.

Wie bei allen nach und nach erhärtenden Medien muss das fertige Präparat noch mehrere Tage in horizontaler Lage bleiben und vor Erschütterung oder gar Druck bewahrt werden. Um viele Präparate bequem unterzubringen, bedient man sich eines geeignet construirten Drahtgestelles, über das eine Glasglocke zu stülpen ist.

Von Dammarharz giebt es eine mit warmem Terpentinöl hergestellte syrupdicke Lösung, sowie Lösungen mit Benzol oder Xylolzusatz [1]). Letztere, ich verwende ausschliesslich die mit Xylolzusatz, sind dünnflüssiger, was bei dem Auflegen des Deckglases in Hinblick auf das Studium der Schnitte mittelst Objectivsystem mit sehr geringem Focalabstand von Vortheil ist. Ferner dickt sich die Einschlussmasse schneller ein. Nach eintägigem vorsichtigen Aufbewahren des Präparates klebt das Deckglas schon leidlich fest. Will man die Eindickung beschleunigen, so kann man die Präparate auch 24 Stunden auf oder in den Wärmeschrank legen.

Eingeschlossen habe ich in Dammarharz eine sehr grosse Zahl gefärbter Vegetationspunkte. Fast sämmtliche für meine Untersuchungen über die Sprossspitze der Phanerogamen hergestellten Schnitte liegen in solchem, ebenso aber auch eine für Lehrzwecke angelegte umfangreiche Sammlung von Präparaten aus allen Gebieten der Pflanzenanatomie.

Da hinsichtlich der Lichtbrechung die Dammar-Xylollösung eine Art Mittelstellung zwischen Kolophonium-Terpentinöl und Canadabalsam einnimmt, so ist sie von vornherein für die überwiegende Mehrzahl gefärbter Objecte, seien es nun die mit bereits differenzirtem Gewebe versehenen, seien es die in der Differenzirung begriffenen, angezeigt. Im Grossen und Ganzen wird man nur in Einzelfällen,

---

1) Reines Dammarharz wird in je $1/2$ Gewichtstheil Terpentinöl und Xylol gelöst, filtrirt und direct verwendet oder zur beliebigen Dicke eingedunstet.



im Hinblick auf ganz bestimmte Objecte und Zwecke zu Medien mit niederem oder höherem Brechungsindex zu greifen haben.

Bei der Empfindlichkeit Wasserresten gegenüber ist gelegentlich der Präparation das Einschieben eines ätherischen Oeles ein unbedingtes Erforderniss. Dem ausgiebig aber nicht zu langsam mittelst absolutem Alkohol entwässerten Schnitt wird auf dem Objectträger, unter Beachtung früher schon mitgetheilter Vorsichtsmassregeln, am besten Bergamottöl zugegeben und falls Trübungen eintreten sollten bis zu deren Verschwinden stehen gelassen oder durch frisches ersetzt. Nach thunlichster Beseitigung des Oels durch Ablaufen und Abwischen kommt dann ein entsprechend grosser Harztropfen auf den Schnitt und endlich das Deckglas, das sich gut, ohne Blasenbildung, auflegt.

Vorzüge des Einschlussverfahrens sind wiederum Schnelligkeit und Bequemlichkeit. Ein Lackverschluss ist vollständig überflüssig, die Präparate gehören auch ohne solchen zu den dauerhaftesten, die man anfertigen kann. Ein Umlegen der Schnitte — ich besitze über zwei Jahre alte — war nie nothwendig. Sollte es wieder Erwarten einmal geschehen müssen, so ist das Verfahren äusserst einfach. Man hat die Präparate nur einen Tag in Terpentinöl zu bringen, und das Deckglas schwimmt ab. Dies geschah vielfach bei minder gelungenen Schnitten zwecks anderweitiger Verwendung der Deckgläser und Objectträger.

Anilin-, Carmin- und Haematoxylinfärbungen halten sich gut in Dammar-Xylollack. Schrumpfungen empfindlicher Objecte in Folge des Xylolgehaltes habe ich nicht beobachtet.

Canadabalsam endlich kommt in Chloroform, Terpentinöl und Xylol gelöst zur Verwendung. Erstere Lösung ist für Anilinpräparate nicht geeignet.

Das Einschlussverfahren entspricht dem vorstehend beschriebenen, seine Vorzüge sind im Grossen und Ganzen dieselben.

Für pflanzenanatomische Zwecke hatte ich bis jetzt nur selten Veranlassung, zu einem Einschlussmedium von hohem Lichtbrechungsvermögen zu greifen. Dieses erwies sich von Vortheil in Fällen sehr intensiver Färbung, sowie in solchen, in denen bei starker Färbung der Zellwand und schwacher des Plasmas erstere noch hervorgehoben und das Zellnetz mehr in den Vordergrund gerückt werden sollte. Andererseits kann es zuweilen auch wünschens-

werth sein, unter Zurücktreten gerade der Zellwände die Zellinhalte, speciell etwa die Kernfiguren, die unter reichlicher Aufspeicherung des Farbstoffes sichtbar werden, optisch noch mehr zur Geltung zu bringen. Dies ist besonders bei engzelligem, geschlossenem Gewebe, wie demjenigen der Vegetationspunkte der Fall, bei denen die Schnitte selbst bei dünnstem Schneiden immer noch Wände besitzen, welche parallel zum Objectträger verlaufen, die Beobachtung der Kernbilder somit stören. Es kommt hier darauf an, einen Farbstoff zu wählen, der die Zellwände thunlichst wenig färbt und ein Einschlussmittel zu verwenden, das die wenig oder zum Theil auch gar nicht gefärbten Wände optisch nahezu ausschaltet. Die Intensität der Färbung, die mehr oder minder vollständige Differenzirung, also die Beschränkung der Tinction auf bestimmte Zellen oder Inhaltsbestandtheile einerseits und die optische Leistung des Einschlussmediums andererseits stehen somit in Wechselbeziehungen.

Auf diese Verhältnisse hier näher einzugehen, würde zu weit führen. Das Gesagte dürfte genügen, um, worauf schon bei Eingang dieses Kapitels hingewiesen wurde, zu zeigen, dass in der neueren Schneide- und Präparationstechnik die Wahl des für den Einzelfall geeigneten Einschlussmittels eine hervorragende Rolle spielt.

IV. Ueber Färbungen.

In dem vorliegenden Kapitel kann es nicht unsere Aufgabe sein, die mikroskopische Färberei auch nur annähernd erschöpfend zu behandeln. Diese ist im Vergleich mit den zahlreichen Tinctionsmethoden der Zoohistologie, für pflanzliche Objecte noch so wenig ausgebildet, dass man hier erst von den Anfängen einer diesbezüglichen Technik sprechen darf. An deren Ausbau kann nur allmählich, unter Beschränkung zunächst auf wenige Färbemethoden gegangen werden.

In der Färbetechnik unterscheidet man eine einfache distincte Färbung, bei welcher der Farbstoff sofort in seiner vollen Menge zur Geltung kommt, und die diffuse Ueberfärbung mit nachfolgender Differenzirung, bei der sich zunächst alle Theile färben, die distincte Färbung dagegen erst durch Auswaschen erzielt wird.

Eine dauernde diffuse Färbung kann bei dünneren Schnitten angezeigt sein, die in so ziemlich allen ihren Einzelheiten hervorgehoben werden sollen. Die distincte dagegen lässt bestimmte histologische Elemente, die den Farbstoff in sich aufspeichern oder ihn Waschungen gegenüber fester halten, schärfer hervortreten. Ein ähnlicher Effect ist auch zu erzielen — und diese Fälle nehmen eine Art Mittelstellung ein — wenn sich die Färbung im Grossen und Ganzen zwar auf die Gesammtgewebe erstreckt, bestimmte Gruppen derselben aber sich gleich von Anfang an verschieden intensiv färben oder derartige Farbunterschiede bei der Auswässerung zeigen.

Für die dünnen, mit dem Mikrotom hergestellten pflanzlichen Schnitte kam es zunächst darauf an, einen Farbstoff ausfindig zu machen, der diffus und nebenher womöglich auch distinct, nach Art der zuletzt beschriebenen Fälle färbt. Die Färbung soll sicher eintreten, complicirte Auswaschverfahren unnöthig machen und bequem in das Präparationsverfahren einzuschalten sein. In letzterer Hinsicht war es aus bereits genannten Gründen wünschenswerth, dass sich die nothwendigen Operationen auf dem Objectträger und zwar ohne bedeutenden Zeitaufwand ausführen lassen. Endlich hätte die Färbung eine constante, sich in geeigneten Einschlussmedien gut haltende zu sein.

Diesen Anforderungen entspricht das seither fast ausschliesslich für Bacterienfärbungen benutzte Bismarckbraun. Von solchem bringe ich ein kleines Quantum in Alkohol, schüttle und setze dann zur Hälfte Wasser zu. Die Lösung ist keine klare, sie muss filtrirt werden. Nach einiger Zeit bilden sich wieder Niederschläge. Man thut daher gut, vor jedesmaligem Gebrauch zu filtriren und überhaupt die Lösung nicht zu lange aufzubewahren. Ich stelle gewöhnlich ein nur für achttägigen Gebrauch ausreichendes Quantum her.

Die Färbung der Objecte geschieht folgendermassen:

Auf den paraffinfreien, wasserhaltigen Schnitt ist, nachdem man zuvor die überflüssige Wassermasse etwas ablaufen liess, die Farbstofflösung — etwa drei bis vier Tropfen — aufzugeben. Dieselbe wird seitens des Schnittes zunächst nicht gut angenommen. Auf dem Objectträger bilden sich Einzeltropfen und Streifen und zwar, anlässlich noch vorhandener Wasserreste, solche von verschiedener Concentration, die bei der raschen Wirkung des Farbstoffes eine ungleiche Färbung des Schnittes zur Folge haben können. Man hat

somit sofort beim Aufgeben der Lösung durch geeignetes Bewegen des Objectträgers für eine gleichmässige Concentration Sorge zu tragen, wobei die Lösung bald von dem Schnitt angenommen wird.

Der Farbstoff soll eine halbe bis drei Minuten auf den Schnitt einwirken. Bestimmte Angaben lassen sich nicht wohl machen, weil die Objecte sich dem Farbstoff gegenüber verschieden verhalten. Die Vornahme der Färbung auf dem Objectträger erwies sich hier von grossem Werth, gestattet sie doch bei Benutzung schwacher Objectivsysteme, welche das Auflegen von Deckgläsern überflüssig erscheinen lassen, die fortlaufende Beobachtung der Einwirkung des Farbstoffes und die Unterbrechung des Färbeprocesses im geeigneten Augenblick.

Gerade die letztere ist in Bezug auf den Effect der Färbung entscheidend, sie setzt die richtige Beurtheilung des Fortschreitens des Färbevorganges voraus, die sich weniger durch Beschreibung als durch Uebung erlernen lässt.

Will man dem Schnitt einen hellen Ton, ein leichtes Gelb, das besonders bei Objecten mit schon stärker verdickten Zellformen von schöner Wirkung ist, geben, so kürze man den Aufenthalt in der Farbstofflösung thunlichst ab. Eine derartige schwache Färbung wird sich auch da empfehlen, wo das mikroskopische Bild durch schärfere Gegensätze der Verdickung bestimmter histologischer Elemente — etwa wie bei manchen dicotylen Wurzeln, bei denen die hell aufleuchtenden Gefässe den umgebenden dünnwandigen Zellen gegenüber scharf hervortreten — wirkt, Gegensätze, die bei stärkerer Färbung oft schwinden, um einem zu monotonen Bilde Platz zu machen.

Auch bei sehr kleinzelligem, protoplasmareichem Gewebe ist besonders bei stärkerer Färbung eine gewisse Gleichmässigkeit zu befürchten. Das Plasma nimmt den Farbstoff zwar nicht leicht auch nur annähernd so ausgiebig auf wie die Zellwand, hält ihn aber, ist dies erst einmal geschehen, bei den Auswaschungen oft fester als diese.

Bei dünnwandigem, wasserreichem Gewebe dagegen wird meistens — und es wäre das für die einzelnen Objecte nöthigenfalls durch Versuch festzustellen — eine stärkere Färbung von Vortheil sein. Es lässt sich den Zellwänden ein gelber, gelbbrauner, röthlicher, rothbrauner und endlich tiefbrauner Ton geben, Tönungen, die

indessen, wie wir noch sehen werden, nicht nur von der Dauer der Einwirkung des Farbstoffes, sondern auch von der Beschaffenheit der Gewebe abhängen.

Bis zu gewissem Grade ähnliche Effecte sind auch zu erzielen, wenn man die Schnitte von vornherein stärker überfärbt und durch entsprechend langes Auswaschen obige Farbennuancen herauszubringen sucht. In diesem Falle würde die Entfärbung mikroskopisch controllirt werden müssen und dies ist nach meinen Erfahrungen schwieriger und auch unzuverlässiger, weil die Abgabe des Farbstoffes nicht so gleichmässig vorzuschreiten und auszufallen pflegt wie die Annahme.

Die Auswaschungen werden mittelst Alkohol oder Wasser vorgenommen. Sie bezwecken die Unterbrechung der Färbung unter Entfernung überschüssigen Farbstoffes aus der Zelle oder bei nachträglich distincter Tinction aus denjenigen Theilen, die ihn je nach ihrer Beschaffenheit wenig oder nicht festhalten.

Alkohol wirkt in dieser Hinsicht energischer, die Auswaschung geht schneller von statten, birgt aber auch — das kann hinsichtlich mancher Objecte sehr störend sein — die Gefahr in sich, dass eine zu starke Entfärbung eintritt. Im Grossen und Ganzen ist indessen, vorausgesetzt, dass man die Auswaschung nicht unnöthig hinauszieht, eine derartige Gefahr nicht zu sehr zu fürchten. Ein geringes Abblassen der Schnitte, das allerdings fast immer eintritt, hat zudem weniger zu sagen, weil man hierauf gelegentlich der Färbung achten und den Ton etwas dunkler nehmen kann, als man ihn endgültig zu haben beabsichtigt. Nur bei in dieser Hinsicht sehr empfindlichen Objecten wird man zu der langsamen Auswaschung mittelst Wasser greifen müssen.

Die Waschung geschehe folgendermassen:

Dem Objectträger giebt man tropfenweise die betreffende Flüssigkeit auf und lässt sie abfliessen, was man so lange fortsetzt, bis die Ablaufflüssigkeit nahezu ungefärbt ist. Bei einiger Uebung lässt sich auch schon an der Tönung des Schnittes erkennen, wann die Auswaschung abgebrochen werden muss. Minder Geübte thun gut, diesen Zeitpunkt durch mikroskopische Prüfung festzustellen. Durchschnittlich dauert eine Alkoholauswaschung bei losen Schnitten etwa eine Minute.

Mit der Alkoholbehandlung geht die Entwässerung der Objecte, die ja für den Einschluss in Harzlösungen nothwendig ist, Hand in Hand. Soll in Canadabalsam oder Dammar-Xylollösung eingelegt werden, so hat man Bergamottöl, das Anilinfarben nicht angreift, aufzugeben. Etwa hierbei entstehende Trübungen wären, wie oben beschrieben wurde, zu beseitigen. Der Farbstoff hält sich, falls man die Präparate nicht dauernd einer intensiven Beleuchtung aussetzt, in den Harzen sehr gut.

Bei feuchtem Einschluss, also beispielsweise dann, wenn die Schnitte Falten geschlagen haben sollten, kann es fraglich sein, ob man nicht besser mit Wasser, auf das man schliesslich doch zurückkommen muss, auswäscht. Ich habe, um den Vorgang zu beschleunigen, allerdings meist Alkohol benutzt. Wird dieser wieder durch Wasser ersetzt, so hat der Wechsel unter Vorsichtsmassregeln, deren oben schon gedacht wurde, zu geschehen, wenn die Schnitte nicht zusammenklappen und noch im letzten Augenblick verderben sollen. Als Einschlussmittel verwende ich hier in den meisten Fällen Gummi-essigsaures Kali, in dem sich der Farbstoff gut hält.

Die vorstehenden Angaben beziehen sich auf lose Schnitte. Aufgeklebte, also zumeist Schnittserien, mit denen man allerdings bei Färbung mit Bismarckbraun weniger zu thun haben wird, erfordern eine etwas abweichende Behandlung.

Hier kommt der mit Schnitten beschickte Objectträger, nachdem er die Terpentinöl-, Alkohol- und Wasserbäder passirt hat, in ein Gefäss mit Farbstofflösung und bleibt hier, weil sich aufgeklebte Schnitte weniger schnell färben als lose, eine entsprechend längere Zeit. Massgebend ist auch hierfür die Prüfung unter dem Mikroskop, welche in diesem Falle — muss man doch die Objectträger erst aus dem Bade nehmen und reinigen — nicht nur mehr Zeit in Anspruch nimmt, sondern auch, da eine fortlaufende Controlle unmöglich ist, eine unsichere sein wird.

Auch das Auswaschen verursacht grössere Schwierigkeit. Die als Klebemittel verwandte Collodiumschicht färbt sich meist ebenfalls und giebt dann den Farbstoff nur allmählich wieder ab. Um zu verhindern, dass bei dieser Gelegenheit eine zu starke Entfärbung der Schnitte eintritt, empfiehlt es sich, den Objectträger für einige Minuten, manchmal sogar für längere Zeit, in ein Wasserbad zu bringen. Ist das Verfahren bei dem betreffenden Object ein zu

langsames, so kann man noch eine Auswaschung mit Alkohol folgen lassen, der dann, wie oben angegeben, tropfenweise zugesetzt wird.

Das fernere Verhalten richtet sich dann wieder darnach, ob man in Harz oder in wasserhaltige Medien einschliessen will.

Es ist bereits angedeutet worden, dass die Farbenunterschiede der Schnitte nicht nur die Folge längerer oder kürzerer Einwirkung des Farbstoffes sind, sondern dass sie auch auf einer mehr oder minder ausgiebigen Aufnahme desselben seitens bestimmter Gewebe beruhen, sowie auf dem Grad der Widerstandsfähigkeit Auswaschungen gegenüber. Bei kurzer Färbung werden hierin begründete Gegensätze im Allgemeinen weniger scharf hervortreten wie bei längerer.

Die diffuse Färbung erstreckt sich zunächst auf alle Gewebe, sie wird indessen am vollständigsten und schnellsten aus stark cuticularisirten Zellwänden wieder schwinden. Die Aussenwandungen der Blätter von Clivia, der Agave und Peperomia beispielsweise sind schon bei kurzer Auswaschung mit Alkohol — Wasser genügt hierzu nicht — vollständig farblos, es behält nur die nicht cuticularisirte Innenschicht die Farbe bei.

Als sicheres Reagenz in gedachtem Sinn lässt sich indessen Bismarckbraun nicht gut verwerthen, weil immerhin Fälle vorkommen können, in denen der Farbstoff fester gehalten wird.

Zuverlässiger ist dessen Verhalten dem Weichbast gegenüber. Wenn es auch nicht ausgeschlossen erscheint, dass die Färbung einmal versagt — die mit Anilinfarben zu erzielenden Effecte sind nach meinen Erfahrungen nie ganz unbedingt zuverlässig — so kann doch bei der Seltenheit derartiger Fälle der Farbstoff im Grossen und Ganzen als Reagenz für das genannte Gewebe benutzt werden. Dasselbe färbt sich ziemlich schnell tief rothbraun und hält diese Farbe auch Auswaschungen gegenüber recht fest. Ich habe auf diese Weise quantitativ sehr unbedeutende, an ungefärbten Schnitten kaum bemerkbare Phloëmpartien deutlich sichtbar gemacht.

Besonders scharf treten die Farbenunterschiede hervor, wenn es sich um in verholzten Elementen versteckten derartigen Weichbast handelt. Ist dieser quantitativ bedeutend entwickelt, so erscheint ein Hervorheben durch Färbung ebenfalls wünschenswerth. Besonders bei monocotylen Stamm- und Wurzeltheilen (Juncus, Secale, Smilax, Dracaena etc.) erhält man ausserordentlich schöne Präparate.

Minder bedeutend sind die Farbengegensätze bei vielen dicotylen Stämmen und Wurzeln und zwar besonders da, wo der Weichbast an unverholztes Parenchym stösst, das, wie wir noch sehen werden, eine ähnliche Farbe annehmen kann. Indessen lassen sich auch hier, wie Schnitte von Bryonia, Nymphaea, Medinilla und Peperomia lehren, sehr schöne Effecte hervorbringen.

Unverholzte ältere Zellwände, seien sie von sehr zarter oder auch schon derberer Beschaffenheit, erhalten, und zwar im allgemeinen je nach der Dauer der Einwirkung der Farbstofflösung, gelbe, gelbbraune, roth- und tiefbraune Farbentöne, die auch Auswaschungen gegenüber leidlich constant sind. In manchen Fällen ist die Farbe nicht wesentlich heller als diejenige des Phloëms, ein Umstand, der indessen weniger zu sagen hat, weil hier meist Zellformen in Betracht kommen, die im Gegensatz zu dem Weichbast grosszellig genannt werden müssen und von ihm sich schon desshalb gut abheben.

Im Allgemeinen ähnlich verhalten sich jugendliche Zellwände. Indessen lässt sich nicht verkennen, dass diejenigen der Vegetationspunkte und Neubildungsheerde überhaupt mehr Neigung zeigen, hellere Farben anzunehmen, während diejenigen des Cambiums sich schon dunkler, meist roth bis rothbraun färben.

Verholzte Elemente, sei es nun das mehr dünnwandige Parenchym, seien es die Gefässe des Xylems oder dickwandige Holzzellen nehmen ziemlich schnell gelbe und erst bei längerer Einwirkung des Farbstoffes röthliche Farbe an. Im Grossen und Ganzen ist ersterer Farbenton der charakteristische und nach der Auswaschung bestehenbleibende. Die Bilder sind, wie beispielsweise Schnitte durch die Blätter von Phormium tenax lehren, äusserst elegant, es tritt auch die Schichtung stark verdickter Zellen deutlich hervor.

Kork endlich schliesst sich in seinem Verhalten an verholztes Gewebe, Collenchym dagegen an unverholztes an. Letzteres färbt sich unter Umständen so intensiv rothbraun, dass ein Unterschied dem Weichbast gegenüber kaum besteht.

Das Plasma, besonders das dichte speichert den Farbstoff ebenfalls in sich auf. Die Färbung pflegt zwar nicht so intensiv auszufallen wie bei der Zellwand — es handelt sich um gelbliche oder gelblich braune Farbentöne — sie genügt indessen, um in den

meisten Fällen das Zellnetz zurücktreten zu lassen. Hieraus ergiebt sich, dass man bei Vegetationspunkten und Neubildungsheerden überhaupt von der Verwendung von Bismarckbraun am besten ganz absieht. Das kann um so mehr geschehen, als, wie wir noch sehen werden, hier andere Farbstoffe weitaus bessere Dienste leisten.

Auch für mehr oder minder dicht unter dem Vegetationspunkt gewonnene Schnitte, sowie für manche Blätter gilt, insoweit dieselben dichtes Plasma besitzen, ähnliches. Will man hier Bismarckbraun benutzen, so thut man gut nur sehr schwach zu färben. Die Zellwände — es kommen vorzugsweise diejenigen des inhaltreichen Pallisadenparenchyms in Betracht — sollen nur schwach hellgelb, unter Umständen sogar farblos erscheinen. Eine derartig farblose Zellwand hat allerdings thatsächlich dennoch eine, wenn auch geringe Menge Farbstoff in sich aufgenommen — andernfalls würde sie in Dammar-Xylollösung eingeschlossen kaum sichtbar sein — ein Quantum, das auf das Auge zwar nicht mehr als Farbe wirkt, das indessen hinreicht, um die Wand in so stark lichtbrechenden Einschlussmedien deutlich hervortreten zu lassen.

Erwähnt wurde schon, dass es vortheilhaft ist, neben gefärbten Schnitten auch ungefärbte zum Zwecke des Vergleichs mit ersteren, die doch immerhin Kunstprodukte sind, aufzubewahren. Dies geschehe in den zuletzt erwähnten Fällen in Gummi-essigsaurem Kali, das hier nicht selten vorzügliches leistet. Unter dem Einfluss des essigsauren Salzes wird, was ja zuweilen und besonders bei Vegetationspunkten nicht wünschenswerth ist, das Plasma dunkler, es treten Inhaltsbestandstheile der Zelle plastischer hervor, während die Zellwände, darunter vorzugsweise die stärker verdickten, hell aufleuchten. Derartige Gegensätze sind manchmal von schöner Wirkung.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die Färbung mit Bismarckbraun im Grossen und Ganzen für Objecte mit vollständiger oder nahezu vollständiger Gewebedifferenzirung angezeigt ist. Es wird dementsprechend fast nur loses Schnittmaterial zur Bearbeitung kommen und diese gestaltet sich bei nur einiger Uebung weitaus einfacher und ist viel schneller durchführbar, als es das nach vorstehender Beschreibung den Anschein haben könnte.

Für die Färbung stark protoplasmahaltiger, kleinzelliger Gewebe, also vorzugsweise für Vegetationspunkte und Neubildungsheerde über-

haupt, käme zunächst das Safranin in Betracht. Dieses wurde von Flemming[1]) bereits für Kernfärbungen, von Strasburger[2]) für pflanzliche Gewebe, die ganz oder nahezu ausgebildet sind, benutzt. Man löse den Farbstoff in Alkohol, setze gleich viel destillirtes Wasser zu und bringe in ein derartiges Bad die aus Wasser kommenden Schnitte. Dieselben werden meistens zu Serien auf dem Objectträger vereint sein, sie bleiben in dem Farbstoffbad je nach dem beabsichtigten Zwecke längere oder kürzere Zeit.

Will man zum Studium der Kerntheilung die tingirbare Substanz der Kerne hervorheben, so lasse man den Farbstoff im Durchschnitt zehn Minuten einwirken. Absolut genaue Zeitangaben sind auch hier nicht möglich, weil, je nach dem Objecte, die Färbung bald schneller, bald langsamer erfolgt. Vorversuche in dieser Richtung können somit nöthig werden.

Am schnellsten und sichersten färben sich nach meinen Erfahrungen die Kerne der Vegetationspunkte der Coniferen. Die Chromatinsubstanz wird leuchtend roth, während die Kernspindel farblos erscheint, dessenungeachtet aber deutlich sichtbar ist und somit — der Einschluss erfolgte in stark lichtbrechenden Harzen — ein wenn auch minimales Quantum Farbstoff aufgenommen haben muss.

Aehnlich den Spindelfasern verhält sich das Plasma der Zelle. Die Zellwände dagegen zeigen Neigung, den Farbstoff reichlicher in sich aufzuspeichern; dies thunlichst zu verhindern, ist der Zweck der kurzen Behandlung mit Safranin unter nachfolgendem Auswaschen. Bei richtiger Behandlung des Schnittes sollen die Zellwände nur soviel Farbe aufnehmen, dass sie bei dem Einschluss im Harze noch deutlich hervortreten, auf das Auge aber nicht als gefärbt wirken. Andernfalls würden, da bei der Kleinzelligkeit der in Frage kommenden Gewebe, selbst bei dünnstem Schneiden, parallel mit dem Objectträger verlaufende Wände nicht auszuschliessen sind, diese die Kernbilder decken und das Studium der Details erschweren oder gar unmöglich machen.

In noch höherem Maasse gilt dies von den wesentlich kleinzelligeren Vegetationspunkten der Angiospermen, deren Kerne sich

1) Flemming. Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung pag. 315. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XIX. pag. 321.

2) Strasburger. Das botanische Practicum. II. Aufl. pag. 121, 128 u. 198.

ausserdem langsamer zu färben pflegen und den Farbstoff auch den Auswaschungen gegenüber meist weniger fest halten. Zunächst verfolge man, indem man die Schnitte aus dem Farbstoffbad herausnimmt und mittelst schwacher Objectivsysteme prüft, den Fortgang der Färbung und unterbreche letzteren im geeigneten Augenblick. Diesen festzustellen ist Sache der Uebung. Die hierfür Anhaltspunkte abgebenden Farbeneffecte lassen sich nicht gut beschreiben.

Das Gleiche gilt hinsichtlich der Dauer der Auswaschung, welche für den endgültigen Erfolg entscheidend ist. Im Verlaufe derselben tritt in den meisten Fällen zunächst Entfärbung der Zellwände und des Plasmas und dann auch der tingirbaren Kernsubstanz ein. Die Kernkörperchen halten den Farbstoff noch am längsten fest, man erhält, zieht man die Auswaschung zu lange hinaus, Präparate, in denen sie ausschliesslich tingirt sind. Endlich erscheint unter Schwinden auch der letztgenannten Färbung der Schnitt farblos. Eine Controlle des Entfärbungsvorganges unter dem Mikroskop ist somit unbedingt geboten.

Die Auswaschung geschieht mittelst absolutem Alkohol. Derselbe wird tropfenweise aufgegeben und abfliessen lassen, so lange noch Farbwolken abgehen, was gewöhnlich mehrere Minuten in Anspruch nimmt. Dann kommen die Schnitte — da diese mit Collodium-Nelkenöl aufgeklebt wurden, lassen sich alle derartigen Operationen unschwer ausführen — in ein Alkoholbad und verbleiben hier längere Zeit, unter Umständen über eine Stunde. Hierbei hat in bestimmten Zeitabständen die oben erwähnte Prüfung unter dem Mikroskop stattzufinden.

Da absoluter Alkohol schnell verdunstet, so ist es oft bequemer, diese Prüfung in der Art vorzunehmen, dass man auf die Schnittserie ein ätherisches Oel, auf das man schliesslich ja doch zurückkommen muss, aufgiebt. Als solches empfiehlt sich Bergamottöl. Nelkenöl greift die Klebemasse, Origanumöl den Farbstoff an, beide sind somit nicht verwendbar.

Gelegentlich des Wechsels von Alkohol und Bergamottöl wird die Entfärbung der Objecte beschleunigt, es kann vortheilhaft sein, allein dieserhalb die genannten Flüssigkeiten mehrfach auf die Schnitte einwirken zu lassen. Die Entfärbung wäre hierbei allerdings so zu leiten, dass das für den in Frage kommenden Zweck gerade geeignete Entfärbungsstadium zu einer Zeit erreicht wird, in der sich die

Schnittserie gerade in Bergamottöl befindet. Die Fixirung erfolgt dann unter Abfliessenlassen und Abwischen des Oeles und Aufgeben des Harztropfens, sowie des Deckglases. Allenfallsige Trübungen des Oeles durch Wasserreste sind auf die schon früher erwähnte Weise zu beseitigen.

Als Einschlussflüssigkeit verwende ich die Dammar-Xylollösung, in der sich die Färbung sehr gut hält.

Nach diesem Verfahren habe ich auch von angiospermen Vegetationspunkten ausserordentlich elegante und instructive Präparate erhalten, solche, in denen die tingirbare Kernsubstanz scharf gefärbt ist, Spindelfasern, Plasma und Zellwand dagegen dem Auge farblos erscheinen, trotz des stark lichtbrechenden Einschlussmediums indessen deutlich hervortreten. Die an tieferen Stellen der Längsschnitte befindlichen ersten Gefässe des Xylems sind gefärbt. Die ring- oder netzförmigen Verdickungsschichten erhielten eine hellrothe Färbung.

Die intensive Tinction, eine solche unter 12—24stündiger Einwirkung der Farbstofflösung, kann angezeigt sein, wenn es sich um das Studium der Zellwand handelt. Der Schwerpunkt des Verfahrens liegt auch hier in der nachfolgenden Entfärbung mittelst absolutem Alkohol. Wird diese richtig durchgeführt, so erscheinen die jugendlichen Zellwände tiefroth bis schwarzbraun und heben sich scharf von dem nur leicht gefärbten unter Umständen auch farblosen Plasma ab.

Die Einwirkung des Safranins auf Objecte mit schon ausgebildetem Gewebe zu prüfen, lag, da für solche Bismarckbraun vorzügliche Dienste leistet, keine Veranlassung vor. In Bezug hierauf verweise ich auf das von Strasburger Mitgetheilte.

Ausser Safranin kann auch Alaunkarmin zur Färbung von Vegetationspunkten und Neubildungsheerden überhaupt benutzt werden[1]), das in seiner Verwendung dem ersteren gegenüber mehrere Vorzüge besitzt. Es empfiehlt sich hier die Grenacher'sche Alaunkarminlösung.

Die in Wasser befindlichen Schnitte — es handelt sich wieder fast ausschiesslich um aufgeklebte Serienschnitte — kommen durchschnittlich zwei Stunden in die Farbstofflösung. Ein kürzerer Auf-

1) Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XVI. pag. 463 ff. 1879.

enthalt in dieser genügt nur in Einzelfällen und zwar für matte, durch Prüfung unter dem Mikroskop festzustellende Farbeneffecte, ein längerer, etwa bis zu vier Stunden kann für manche mono- und dicotyle Vegetationspunkte angezeigt sein. Eine Ueberfärbung, die bei den oben beschriebenen Tinctionsmethoden leicht eintritt, ist nicht zu befürchten, nur hat man sich zu hüten, die Schnitte zu lange, etwa 12—24 Stunden, in der Farbstofflösung liegen zu lassen, weil alsdann diese, insoweit sie in das Gewebe eindrang, sich zu zersetzen pflegt. Die tingirten Schnitte werden missfarben, sie erhalten hässlich gelbe bis gelbbraune Farbentöne.

Aus dem Farbstoffbad bringt man die Schnitte auf ein bis zwei Stunden in Wasser. Eine zu weit gehende Entfärbung — der Farbstoff wirkt distinct — findet nicht statt. Eine Controlle des Entfärbungsvorganges unter dem Mikroskop, die bei den Anilinfarben eine Hauptrolle spielt, wird somit im Allgemeinen entbehrlich sein. Man bedarf ihrer nur da, wo man auf ausnahmsweise matte Farbeneffecte ausgeht, wo eine intensive Färbung durch langes Liegen der Schnitte im Wasser oder Alkohol gemildert werden soll.

Die Fixirung erfolgt unter Entwässerung mittelst absolutem Alkohol, Aufgeben von Origanum- oder Bergamottöl und Einschluss in die Harzlösung.

Die zahlreichen Schnitte, welche ich von mono- und dicotylen Vegetationspunkten angefertigt habe, sind sehr elegant und instructiv. Was zunächst die Längsschnittserien anlangt, so hat bei diesen die jugendliche Zellwand nur wenig Farbstoff angenommen, so dass sie bei Einschluss in die stark lichtbrechenden Harze farblos erscheint oder höchstens einen ganz leichten, bläulichen Farbenton zeigt.

Das Plasma ist schon eine Nuance dunkler gehalten, eine Färbung, die aber nie so weit geht, dass ein ausgesprochenes Blau oder Violett bemerkbar wird. Aehnlich verhält es sich mit den Spindelfasern, die nahezu farblos, hier oft schärfer hervortreten als bei der Safraninfärbung.

Gleich intensiv wie bei letzterer sind die tingirbaren Substanzen der Kerne gefärbt, welche an Stelle der rothen eine tiefblaue bis violette Farbe annehmen. Diese Färbung ist so energisch, dass sie auch durch die Verwendung sehr starker Objectivsysteme nicht beeinträchtigt wird.

Für Querschnitte mehr oder minder dicht unter dem Vegetationspunkt eignet sich die Alauncarmin-Färbung ebenfalls recht gut. Bismarckbraun giebt hier, weil das reichlich vorhandene Plasma sich ebenfalls färbt, monotone Bilder. Safranin kann, mit Vorsicht angewandt, allerdings gute Dienste leisten, lässt aber andernfalls auch bei verhältnissmässig schwacher Färbung des Plasmas die Gegensätze zwischen Zellwand und Zellinhalt zurücktreten. Alaunkarmin dagegen wirkt langsamer und sicherer. Eine lebhaftere Plasmafärbung findet selten statt, wobei noch in Betracht kommt, dass die leicht bläulichen, matten Farbentöne oft günstiger wirken, als die gelben und rothen der intensiven Anilinfarben.

Ganz besonders wichtig ist dies hinsichtlich der procambialen Gewebe und deren ersten Differenzirungsproducten, welche bei ihrer Engzelligkeit ein Verwischen der oben genannten Gegensätze noch am wenigsten vertragen. Die ersten Gefässe des Xylems färben sich mit Anilinfarben ziemlich stark, während sie bei der Behandlung mit Carmin ungefärbt bleiben und, was von schöner Wirkung ist, leuchtend weiss hervortreten.

Von Borax-Carmin kommen zwei Lösungen in Betracht, die Grenacher'sche wässrige und die alkoholische[1]).

Was zunächst die erstere anlangt, so hat sie dem Alauncarmin gegenüber den Nachtheil, dass die Färbung keine von vornherein distincte ist. Erst durch Auswaschen mit einer angesäuerten Flüssigkeit erfolgt die Differenzirung. Wie bei den Anilinfarben muss die Färbung wie die Entfärbung unter dem Mikroskop controllirt werden. In der richtigen Beurtheilung derselben für jeden Einzelfall, die nur durch Uebung zu erlangen ist, besteht vorzugsweise die Kunst des Färbens.

Die Schnittserien kommen für zehn Minuten bis eine halbe Stunde in das Farbstoffbad und, nachdem sie genügend überfärbt sind, für einige Minuten in 50—70procentigen Alkohol, dem man auf je fünf Cubikcentimeter einen Tropfen Salzsäure zugesetzt hat. Das Auswaschen und Entwässern geschehe dann in absolutem Alkohol, bis der gewünschte Grad der Entfärbung erreicht ist.

1) Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XVI. pag. 463 ff. 1879.

Langsamer und sicherer lässt sich diese auch im Wasser durchführen. Eine kurze Nachbehandlung mit Alkohol wird erforderlich, wenn man, wie das ja häufig vorkommt, in Harz einschliessen will. Das Einschieben eines geeigneten ätherischen Oeles ist alsdann nicht zu übergehen.

Auch diese Tinctionsmethode giebt sehr schöne Resultate und zwar besonders hinsichtlich der Kerne, deren tingirbare Substanz hell carminroth gefärbt wird. Die Färbung ist allerdings nicht so intensiv wie bei der Safranintinction, gerade deshalb kann sie aber neben einer solchen gute Dienste leisten, wie es sich denn überhaupt empfiehlt, zum Zwecke des Vergleichs mit einem und demselben Object verschiedene Färbungen vorzunehmen. Die Kernspindel wird auch bei der Carmintinction deutlich sichtbar.

Das dichtere Plasma, also besonders dasjenige an der Spitze der Vegetationspunkte, färbt sich mit Boraxcarmin schwach rosa. Farblos oder mit einem Stich in Rosa versehen werden die protoplasmatischen Zellinhalte schon etwas tiefer liegender, wasserreicherer Gewebe. Die jugendlichen Zellwände endlich nehmen bei kurzer Einwirkung des Farbstoffes von diesem nur so viel an, dass sie bei dem Einschluss in die stark lichtbrechenden Harze ganz oder nahezu ungefärbt hervortreten.

Handelt es sich um Querschnitte durch engzelliges, noch ziemlich plasmareiches Gewebe, so kann zur Erzielung eines, mit Ausnahme der Kerne, farblosen Bildes eine schwache Färbung besonders angezeigt und von schöner Wirkung sein. Ein Minimum des Farbstoffes reicht oft hin, um die meisten anatomischen Details hervorzuheben.

Alkoholischer Boraxcarmin wird vorzugsweise zum Durchfärben, also dann benutzt, wenn ganze Objecte vor dem Einbetten in Paraffin gefärbt werden sollen. Man bringe alsdann diese aus absolutem Alkohol in die Carminlösung und lasse sie hier, je nach der Grösse und der mehr oder minder leichten Durchdringbarkeit, längere oder kürzere Zeit, nie aber unter zwei Tagen, liegen. Dann folge die Uebertragung in Alkohol, dem man auf 100 Cubikcentimeter vier bis sechs Tropfen Salzsäure zugesetzt hat. Auch in diesem Bade verbleiben die Objecte mindestens ein bis zwei Tage. Zum Schlusse hat die endgültige Entwässerung, die Einbettung und das Schneiden vorgenommen zu werden, es lassen sich — das macht

die Methode besonders bequem — die Schnittserien alsbald einschliessen.

Leider ist nur nach meinen Erfahrungen eine derartige Tinction bei pflanzlichen Objecten nicht ganz zuverlässig. In diese scheint der Farbstoff schwerer und auch ungleichmässiger einzudringen als in thierische. Es kommt vor, dass bei Vegetationspunkten zwar die der Schnittfläche anstossenden Partien gut durchfärbt werden, höher liegende dagegen nur wenig Farbstoff aufgenommen haben und diejenigen des Scheitels des Vegetationspunktes sogar ganz oder nahezu farblos sind. Objecte die, wie das für schon ältere Stamm- und Wurzeltheile zutrifft an zwei Stellen angeschnitten wurden, zeigen nach der Mitte hin Abnahme der Farbewirkung, die noch am gleichmässigsten da gelingt, wo, wie bei Wasserpflanzen, grössere intercellulare Räume das Eindringen der Farbstofflösung begünstigen.

Die Färbung entspricht im Grossen und Ganzen der mit der wässrigen Lösung zu erzielenden, sie erstreckt sich vor allem auf die Zellkerne, die je nach dem Grade des Eindringens des Farbstoffes eine mehr oder minder intensiv carminrothe Farbe erhalten. Auch das Plasma und vor allem die Zellwände sind verschieden stark gefärbt. Bei umfangreicheren Serien trifft man nicht selten die verschiedensten Farbenabstufungen und zwar abnehmend in dem Maasse, als die Schnitte tieferen Stellen des Objectes angehören.

Sind derartige Farbeneffecte interessant und unter Umständen sogar lehrreich, so sprechen sie doch keineswegs für die Güte einer Tinctionsmethode, denn von einer solchen hat man vor allem zu verlangen, dass die Färbung eine gleichmässige von vornherein zu beurtheilende ist. Es empfiehlt sich somit die Durchfärbung weitaus weniger als die Färbung der Einzelschnitte, die zwar nicht ganz so bequem aber bedeutend sicherer ist und zwar schon deshalb, weil hier das Vorschreiten der Färbung sowohl wie der Entfärbung unter dem Mikroskop verfolgt werden kann.

Die zuletzt genannten Tintionsmethoden eignen sich im Grossen und Ganzen nur für Vegetationspunkte und Neubildungsheerde überhaupt. Die jetzt zu besprechende Färbung dagegen lässt sich nicht nur für solche, sondern auch für Objecte mit vollständig ausgebildetem Gewebe benutzen.

Haematoxylinlösung, speciell die Delafield'sche Alaun-Haematoxylinlösung[1]) färbt distinct und zwar die jugendlichen Zellwände, die Kerne und manche Inhaltsbestandtheile der Zellen wie Mikrosomen, Eiweisskrystalle etc. Zum Nachweis solcher, besonders auch der Kerne, wo diese, wie bei niederen pflanzlichen Organismen nicht ganz leicht aufzufinden sind, fand der Farbstoff schon vielfach Verwendung[2]), er ist in der Pflanzenanatomie auch bereits direct als Reagenz auf unverholzte Cellulose empfohlen worden[3]).

Auch nach meinen Erfahrungen wird letztere intensiv violett gefärbt und da die Färbung sehr schnell eintritt, so ist es zweckmässig, die Farbstofflösung — sie soll mindestens zwei Monate alt sein — in sehr verdünntem Zustande, etwa vier bis sechs Tropfen auf ein Uhrglas voll Wasser, anzuwenden. Ferner sind zur Vermeidung von Niederschlägen die Schnitte nicht direct aus absolutem Alkohol in das Farbstoffbad zu bringen, sie müssen vielmehr zuvor destillirtes Wasser passirt haben.

Die Dauer des Aufenthaltes in der Farbstofflösung ist je nach dem beabsichtigten Zweck eine verschiedene. Handelt es sich darum, Vegetationspunkten eine Färbung zu geben, die etwa derjenigen der matten Safranintinction oder der Alauncarminfärbung entspricht, so wird ein kurzer Aufenthalt in dem Farbstoffbad angezeigt sein. Bestimmte Zeitangaben lassen sich nicht wohl machen. Massgebend ist hier die nicht zu entbehrende Prüfung der Färbewirkung unter dem Mikroskop, auf Grund deren die Tinction so zu leiten ist, dass das Plasma — es nimmt den Farbstoff etwas leichter an als Alauncarmin — schwach violett, der Zellkern stark, die Zellwand dagegen wieder schwach, wenn auch eine Nuance dunkler als bei der Carmin- und der schwachen Safranintinction gefärbt werden. Das etwas schärfere Hervortreten des Zellwandnetzes kann hier als charakteristisch und für manche Gewebe wünschenswerth gelten, es hat indessen zur Folge, dass die Kernfiguren, obwohl eine intensive Tinction stattgefunden hat, in ihren Details weniger gut sichtbar sind.

---

1) Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. II. pag. 288.

2) Strasburger. Das botanische Practicum. 1887. pag. 46, 311 u. 433.

3) E. Giltay. Sitzungsberichte der Amsterdamer Akademie. 1883. pag. 12. Vergl. Strasburger. pag. 638.

Will man an Stelle eines bei verschiedenen Einstellungsebenen, wechselnden Flächenbildes, ein mehr körperliches haben, so muss eine längere, in ihrer Wirkung im Grossen und Ganzen mit der intensiven Safranintinction übereinstimmende Färbung vorgenommen werden. Die tieferen, weder genau parallel noch senkrecht zum Objectträger verlaufenden, tief violett gefärbten Zellwände leuchten, zumal das Plasma nur schwach gefärbt zu sein pflegt, selbst bei höchster Einstellung stark durch, sie gestatten ein genaueres Studium der Formverhältnisse der das Zellnetz zusammensetzenden histologischen Elemente. Begünstigt werden derartige Effecte noch durch das Einlegen in stark lichtbrechende Harze, in denen das schwach gefärbte Plasma noch mehr zu Gunsten der intensiv violetten Wände zurücktritt.

Arbeitet man mit etwas concentrirteren Farbstofflösungen, was sich weniger für Vegetationspunkte, mehr dagegen für Objecte mit schon ausgebildetem Gewebe empfiehlt, so hat der Farbstoff entsprechend kürzere Zeit einzuwirken. Für vollständige Tinctionen genügt alsdann oft eine halbe Minute.

Aus dem Farbstoffbad kommen die Schnitte in destillirtes Wasser. Aufgeklebtes derartiges Material hat in solchem längere Zeit, manchmal stundenlang zu verbleiben. Für lose Schnitte dagegen reichen zuweilen wenige Minuten aus. Auch hier ist, zumal im Hinblick auf die gewünschten Farbeneffecte, die Prüfung unter dem Mikroskop ausschlaggebend.

Hat eine Ueberfärbung stattgefunden, so ziehe man die Auswaschung hinaus. Es kann ferner die Behandlung der Schnitte mit 70procentigem Alkohol, dem man eine Spur Salzsäure — etwa $^1/_4$% — zugesetzt hat, gute Dienste leisten. Allerdings müsste dann eine Waschung mit ganz schwach ammoniakalischem Wasser oder verdünntem Alkohol folgen.

Auch wo keine Ueberfärbung vorhanden ist und besonders dann, wenn die Schnitte in Harze eingeschlossen werden sollen, kann es angezeigt sein, das Schnittmaterial aus der sehr verdünnten Farbstofflösung direct in 70procentigen und dann in absoluten Alkohol zu bringen. Die Auswaschung geht dann schneller vor sich als in Wasser. Man erhält auch auf diese Weise schöne Kernfärbungen, bei denen sich besonders die Spindelfasern gut hervorheben. In

Bezug auf die Chromatinelemente möchte ich allerdings die Carmin- und Safranintinction vorziehen.

Schliesst man in Harze ein, so muss zuvor Origanum- oder Bergamottöl auf den vollständig entwässerten Schnitt gegeben werden. In Glycerin ist die Färbung nicht immer constant, man vermeidet dieserhalb auch wohl am besten Glyceringelatine.

Will man die Schnitte feucht einlegen, so eignet sich hierzu die Hoyer'sche Gummi-Chloralhydratlösung. In Gummi-essigsaurem Kali dagegen hält sich die Farbe nicht gut, weil gerade Haematoxylin Säureresten gegenüber recht empfindlich ist.

Objecte mit bereits differenzirtem Gewebe, also in den meisten Fällen loses Schnittmaterial, behandelt man wie bei der Färbung mit Bismarckbraun. Alle Operationen werden auf dem Objectträger vorgenommen. Die mittelst Terpentinöl und absolutem Alkohol vom Paraffin befreiten Schnitte kommen zur Quellung in Wasser und dann in eine etwas concentrirtere Farbstofflösung. Die Auswaschung führe man rasch mit zunächst verdünntem und dann absolutem Alkohol durch.

Besonders intensiv färben sich hierbei die jugendlichen, unverholzten Zellwände, während die verholzten und verkorkten den Farbstoff nur insoweit aufnehmen, dass sie in stark lichtbrechenden Einschlussmedien farblos oder mit einem Stich ins Blaue versehen hervortreten. In Folge dessen lassen sich sehr schöne Effecte erzielen, besonders an solchen Objecten, die sehr verschiedenartige Zellformen besitzen. Die Stammtheile mancher Umbelliferen beispielsweise geben Präparate, in denen sich der tief blauviolette Weichbast mit aussergewöhnlicher Schärfe von dem ganz oder nahezu farblosen Sklerenchymring abhebt. Die Gefässe des Xylems sind weiss glänzend. Zwischen sie eingestreutes, quantitativ sehr geringes Parenchym, das sich im ungefärbtem Zustand leicht der Beobachtung entzieht, wird stark gefärbt und damit deutlich sichtbar. Die Rinde ist tief blauviolett. Die cuticularisirte Membran dagegen erscheint farblos und ebenso der verholzte Theil der Markzellen.

Bei so auffallenden Farbengegensätzen wird das anatomische Bild mehr als bei anderen Färbungen ein künstliches sein. Es empfiehlt sich daher, unter allen Umständen einen zweiten unge-

färbten Schnitt zum Zwecke des Vergleichs in Gummi-essigsaurem Kali einzuschliessen.

Auch bei histologisch einfacheren Pflanzentheilen und besonders solchen, welche, wie beispielsweise die Wasserpflanzen überwiegend unverholzt bleiben, ist die Haematoxylinfärbung oft von schöner Wirkung. Hier werden allerdings, ähnlich wie bei der Verwendung von Bismarckbraun, die Schnitte so ziemlich durchgehends gefärbt und zwar, was die Zellwand anlangt, intensiver als mit Bismarckbraun.

Abgesehen von dieser intensiveren Färbung besteht der Hauptunterschied dem letztgenannten Farbstoff gegenüber darin, dass die verholzten und verkorkten Zellwände wenig oder nicht gefärbt erscheinen, während sie bei Bismarckbraun eine allerdings von den unverholzten Wänden abweichende Farbe erhalten.

Für Blätter kommen, abgesehen von deren Nerven und hier und da eingestreuten sklerenchymatischen Zellen, derartige Unterschiede kaum in Betracht. Die Färbung ist ziemlich durchgehends eine diffuse. Von vornherein lässt sich auch kaum sagen, welcher der beiden Farbstoffe hier den Vorzug verdient. Für den einzelnen Fall ist nicht selten ein Vorversuch nöthig.

Blaue und blauviolette Farbentöne sind allerdings häufig die schöneren und hier günstiger wirkenden. Man hat sich indessen vor jeder irgendwie stärkeren Färbung zu hüten und zwar schon deshalb, weil selbst bei dünnstem Schneiden bestimmte, der Epidermis und vor allem dem Pallisadenparenchym angehörige Zellformen mehrere Lagen stark sind und bei schärferer Färbung die Klarheit des Bildes beeinträchtigen.

Für die grösseren, in einfacher Lage vorhandenen Zellen — es trifft dies häufig für solche des Schwammparenchyms zu — kann übrigens ähnliches gelten. Weitaus weniger als in Stamm- und Wurzeltheilen verlaufen derartige Zellformen genau senkrecht oder quer zur Schnittfläche und damit auch zum Objectträger. Bei irgendwie intensiverer Färbung tritt damit das Zellnetz einer Einstellungsebene zu Gunsten eines mehr körperlichen Bildes zurück, das gerade wegen des schiefen Verlaufs der grösseren, in verschiedensten Richtungen durchschnittenen oder angeschnittenen Zellen ein sehr wenig instructives zu sein pflegt. Je schwächer die

Färbung dagegen ist, um so weniger stören die schief verlaufenden Membranstücke höherer oder tieferer Einstellungsebenen.

Matt hellblau gehaltene Präparate waren von grosser Schönheit bei den mit doppeltem Pallisadenparenchym versehenen Blättern von Callistemon und denjenigen von Banksia, Rhododendron, Nerium Oleander und Hakea saligna. Wo, wie bei letzterer Blattform, zahlreiche Sklerenchymzellen vorhanden sind, ist Haematoxylin, das dieselben ungefärbt lässt, besonders angezeigt. Hier können sogar vollständig ungefärbte, in Gummi-essigsaures Kali eingelegte Schnitte gut zur Geltung kommen, vorausgesetzt allerdings, dass, was sich allerdings nicht vorher sagen lässt, das Plasma nicht in Folge der Einwirkung des essigsauren Salzes zu stark nachdunkelt.

Feste Blätter werden ebenso wie Stamm und Wurzeln von ähnlichem Gefüge in Dammar-Xylol eingelegt. Nur da, wo es auf offene Spaltöffnungen ankommt oder wo die Schnitte im trocknen Zustande Falten schlagen, wird der feuchte Einschluss, derjenige in die entsprechende Hoyer'sche Lösung zu empfehlen sein.

Auch sehr weiche, parenchymatische Stamm- und Wurzeltheile, sowie die zarter gebauten Blätter von Cyclamen, Tilia und Peperomia bei denen die Haematoxylinfärbung ebenfalls von schöner Wirkung ist, erfordern in den meisten Fällen feuchten Einschluss.

In einer früheren Arbeit habe ich bereits hervorgehoben, dass die alten, schwerfälligen Präparationsmethoden, an denen man noch mit grosser Zähigkeit festhält, mehr und mehr zu Gunsten der Paraffineinbettung zurücktreten dürften. Aehnliches lässt sich von der mikroskopischen Färberei sagen. Mit der Zeit wird man ungefärbte Schnitte meist nur noch zum Zwecke des Vergleichs mit den gefärbten einlegen.

Die Fortschritte auf dem Gebiete der Schneidetechnik gehen überhaupt Hand in Hand mit der Anwendung und Vervollkommnung der Tinctionsmethoden. Je dünnere Schnitte man erzielt, um so nothwendiger ist es, sie in ihren Details hervorzuheben. Allerdings leisten hier sehr schwach lichtbrechende Einschlussmedien unter Umständen gute Dienste. Im Grossen und Ganzen reicht man indessen mit ihnen keineswegs aus. Zur Beurtheilung feinerer, ja zuweilen schon gröberer Structurverhältnisse bedarf es in der Mehr-

zahl der Fälle der Färbungen und neben ihnen spielt dann die Wahl eines mehr oder minder stark lichtbrechenden Einschlussmittels immer noch eine wichtige Rolle.

Die Farbeneffecte, welche selbst bei Verwendung eines und desselben Farbstoffes hervorgebracht werden können, sind, wie schon die wenigen, oben besprochenen Tinctionsmethoden zeigen, recht mannigfache. Die Kunst des Färbens besteht gerade darin, hier im Hinblick auf das zu studirende Object das Richtige zu treffen. Die Aufgabe fernerer Arbeiten wird es sein, andere Farbstoffe in ihrer Einwirkung auf pflanzliche Gewebe genau zu untersuchen, eine ziemlich grosse Aufgabe, wenn man die zahlreichen, ausgebildeten Färbemethoden berücksichtigt, nach denen heut zu Tage der Zoologe arbeitet, der dem Botaniker hier wie auf dem Gebiete der Schneidetechnik vorangegangen ist.

Versuche über die Vererbung von Rückschlags-erscheinungen bei Pflanzen.

Ein Beitrag zur Blüthenmorphologie der Gattung Iris.

Von

Prof. Dr. E. Heinricher. (Innsbruck.)

Mit Tafel I und II und 28 Holzschnitten.

I. Einleitende Vorbemerkungen.

An den Blüthen eines Stockes der Iris pallida Lam. habe ich 1878 den theoretisch geforderten inneren Staminalkreis, als theils in einzelnen Gliedern oder auch in voller Zahl vorhanden, nachgewiesen [1]). Dort, sowie in einer zweiten, 1879 erschienenen Abhandlung [2]) zeigte ich, dass die in Folge Rückschlages erscheinenden Glieder bald die Gestalt verkümmerter oder auch vollkommen ausgebildeter Staubblätter, bald jene von Staminodien, bald wieder von mehr oder weniger, auch vollkommen ausgebildeter Carpiden, annehmen können. Dass wir es hier in der That mit einer Rück-

1) Vorhandensein des inneren Staubblattkreises bei Iris pallida Lam. IV. Jahresber. des academ. naturwiss. Ver. zu Graz. 1878.

2) Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Irideenblüthe; Gestaltungen des inneren Staminalkreises derselben bei Iris pallida Lam. Ebendort, V. Jahresber., 1879.

schlagsbildung zu thun haben, wurde mit mir, wie ich glaube, von der Mehrzahl der Botaniker, insbesondere aber von dem berufensten Theil derselben, den Morphologen, angenommen. So hat der verstorbene A. W. Eichler seine Zustimmung zu der Deutung in einer schriftlichen Mittheilung an mich sofort kund gegeben und den Nachweis des ausgebildeten, inneren Staminalkreises eine „erfreuliche Thatsache" genannt. Luerssen benützt in seinem „Handbuch der systematischen Botanik"[1]) den Fall von Iris direct, um an ihm die Begriffe „Ablast" und „Rückschlag" zu erörtern. Auch Göbel[2]) lässt seine Zustimmung erkennen, dass jene Abweichungen in den Irisblüthen als Rückschlagserscheinungen aufgefasst werden, ebenso finden sich zustimmende Aeusserungen von Peyritsch[3]), Maxwell Masters[4]) und Pax[5]). Obwohl ich die Zahl der Botaniker, welche der genannten Auffassung beistimmen, noch durch weitere Nennungen ziemlich vermehren könnte und ich mich hier nur auf Mittheilung einiger, in der Literatur vorgekommenen Aeusserungen, welche mir eben gegenwärtig sind, beschränkt habe, wird es doch auch Fachgenossen geben[6]), welche die angezogenen Erscheinungen an Iris nicht für Rückschlag halten und sie insbesondere deshalb, weil neben Blüthen, welche Glieder des inneren Staminalkreises enthalten, an denselben Stöcken auch Blüthen mit anderweitigen Bildungsabweichungen vorkommen, einfach mit dem zwar wenig sagenden und noch weniger erklärenden Wort „Störungen in der Blüthenbildung" bezeichnen. Andere wieder dürften jene Erscheinungen einfach unter den Begriff der Variation subsummiren.

Mit Rücksicht darauf möchte ich hier den Begriff „Rückschlag" etwas näher zergliedern. Die grosse Mehrzahl der heute lebenden Naturforscher hat das Dogma von der Constanz der Species über Bord geworfen und betrachtet die uns umgebenden Organismen als

1) Leipzig. 1882. Bd. II. p. 213.

2) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. p. 124. (In Schenk's Handbuch der Botanik. Bd. III.)

3) Just's botanisch. Jahresb. 1878. Bd. I. p. 112 u. 1880. Bd. I. pag. 202.

4) Pflanzen-Teratologie; ins Deutsche übertragen von Udo Dammer. Leipzig. 1886. p. 444.

5) Die natürlichen Pflanzenfamilien; herausgegeben von Engler u. Prantl. II. Th. 5. Abth. p. 139.

6) Im persönlichen Verkehr mit einem Fachmann ist mir eine solche Auffassung vorgekommen.

Descendenten langer Entwicklungsreihen. Diese Entwicklungsreihen lassen sich auf kurze Strecken rückwärts mit ziemlicher Sicherheit feststellen, je weiter wir uns aber von der Gegenwart in die Vergangenheit zurückbegeben, um so schwieriger wird es, mit einiger Wahrscheinlichkeit die einzelnen Entwicklungsreihen festzuhalten, um so hypothetischer und nur mehr den Ausdruck einer bildlichen Möglichkeit bietend, wird das Resultat unseres Forschens.

Wenn wir für die Labiaten ein fünfgliedriges Andröceum theoretisch fordern, so stützen wir uns auf das normale Vorhandensein eines solchen bei Bistropogon spicatus und vielleicht noch mehr auf das Verhalten der verwandten Familien. Hierbei bleibt es in der Hauptsache gleichgiltig, ob wir mit Eichler die Labiaten in die Reihe der Labiatiflorae stellen und ihre nächste Verwandtschaft in einer der Familien mit lippenartiger Kronenbildung erblicken, oder wenn wir mit Warming[1]) die Eichler'sche Reihe der Labiatiflorae in zwei engere Verwandtschaftsreihen, in Personatae und Nuculiferae auflösen, und wohl mit besserer Begründung, in letzterer Reihe die Labiaten neben den Boragineen und Verbenaceen ihren Platz finden lassen. — In der, mit den Labiaten sehr viele Analogien aufweisenden, Familie der Scrophulariaceen ist das fünfte Staubblatt in manchen Gattungen vorhanden, in andern offenbar durch das sterile Staminodium vertreten, wieder in andern fehlt es gänzlich. Findet sich nun in den Blüthen letzterer Gattungen das fünfte Staubblatt ausnahmsweise einmal vor, so bezeichnen wir es als ein, in Folge Rückschlages, gebildetes Organ, denn wie erörtert, giebt uns die vergleichende Morphologie alle Berechtigung, bei den Ahnen dieser Pflanzen ein fünftes (hinteres) Staubblatt vorauszusetzen. Ja, bei den Scrophulariaceen wird uns in gewisser Beziehung in den einen Gattungen die Ahnenform der andern noch verkörpert. Es giebt uns die Gattung Pentstemon ein Bild, wie das fünfte Staubgefäss, das bei Scrophularia durch einen unscheinbaren Lappen vertreten wird, auf einer früheren Stufe in Form eines viel ansehnlicheren Gebildes, als es der filamentartige Stift bei Pentstemon ist, repräsentirt worden sein mag und die Gattung Verbascum ein Bild, wie bei einer noch älteren Ahnenform von Scrophularia ein

1) Handbuch der systematischen Botanik. Deutsche Ausgabe von Dr. E. Knoblauch. Berlin. 1890. p. 394.

fertiles Stamen, entsprechend jenem bei Verbascum, die Stelle des jetzigen Lappenrudimentes eingenommen haben mochte. Ebenso führt uns Ueberlegung und Vergleich zu der Annahme, dass die Irideenblüthe, und desgleichen die Orchideenblüthe von Ahnen herzuleiten sind, deren Blüthen zwei Kreise von Staubblättern besassen. Wir haben aber, und das will ich vor Allem betonen, die betreffenden Ahnen, welche den von uns vorausgesetzten Bau der Blüthe besassen, nie gekannt. Wir haben, sagen wir bei der Gattung Scrophularia, die geforderte Ahnenform unserer heutigen Scrophularia-Arten nicht gekannt, bei der das fünfte Staubblatt noch constant und fruchtbar entwickelt wurde; wir schliessen nur, dass eine solche, wenngleich von unsern Scrophularia-Arten habituell vielleicht weit verschiedene, Stammform existirt habe. Daraus geht hervor, dass wir, wo in den Entwicklungsreihen auch nur einigermassen zurückgegriffen wird, die Ahnen, von welchen wir nach Vergleich und Ueberlegung die Architectur der heutigen Pflanzen ableiten, nur in von unserem Verstande geschaffener Form kennen, aber nicht in reeller Existenz. Kommt nun an unseren heutigen Pflanzen etwas diesem, vom Geiste erschlossenen, Ahnenbilde Entsprechendes zur Ausbildung, so nennen wir das Rückschlag. Es ist darnach klar, dass wir unter Rückschlägen solcher Art etwas absolut nicht Beweisbares verstehen, sondern, dass wir das Wort nur als bildlichen Ausdruck gebrauchen, um Sinn in den Kreis der Erscheinungen zu bringen. Acceptire ich den durch die vergleichende Morphologie gestützten Satz: die Irideen sind von einer Stammform abzuleiten, welche zwei dreigliedrige Staubblattkreise besass, an deren Descendenten aber der innere Staubblattkreis verloren gegangen und bei unseren heutigen Irideen spurlos verschwunden ist, als richtig, dann muss ich in Consequenz dessen Irisblüthen, welche an jenen Orten, wo bei der idealen Stammform Organe als vorhanden angenommen wurden, solche wirklich entwickeln, als Rückschlagsbildungen bezeichnen und befriedigt sein, dass die Natur, dem, auf dem Wege des Gedankens erschlossenen, idealen Bilde Aehnliches, in der That auch hervorzubringen vermag[1]). Die

1) Es ist wahr, dass, wie Göbel l. c. sagt, die Frage „ob eine Missbildung auf Rückschlag beruht (wie z. B. das Auftreten des inneren Staubblattkreises von Iris) nicht aus der Missbildung selbst, sondern immer erst aus anderen Gründen

Auffassung, dass der innere Staminalkreis bei den Ahnen unserer Irideen vorhanden war, findet aber, ausser in dem Verhalten der verwandten Familien der Liliiflorenreihe[1]), auch in dem Verhalten einzelner Arten innerhalb der Gattung Iris selbst, wesentliche Stützpunkte. Einerseits existirt eine Gattung der Iridaceae „Campynema", welche sechs Staubblätter besitzt. Bentham sieht sie als eine „anormale Gattung der Iridaceen", wohl also als fixirten Rückschlag einer Art an[2]). Andererseits sind in der Gruppe Pseudacorus

---

der vergleichenden Morphologie" entschieden werde, doch ist es, wie ich in meinem Excurs „Die Teratologie als Behelf der phylogenetischen Forschung" (Kosmos, VI. Jahrg. 1882) schon betont habe, erfreulich, dass wir für das auf dem vergleichenden Wege der Morphologie theoretisch Gewonnene, an den Missbildungen auch Belege für die materielle Realisirbarkeit desselben gewinnen. „Die Teratologie zeigt uns das in die plastische Wirklichkeit versetzt, wovon wir auf Grund der anderen (Forschungs-) Methoden ein, auf dem Wege des Gedankens, nur geistig entworfenes Bild besassen."

1) Bei den Liliaceen (in der erweiterten Fassung Englers's) kommt nicht zu selten bald der eine, bald der andere der beiden Staubblattkreise nur zu staminodialer Entwicklung oder fällt gar spurlos aus. So besitzen nach Engler (Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Lfg. p. 14) „bei den Johnsonieae die Arten und Gattungen Sowerbaea und Arnocrinum an Stelle der drei äusseren Staubblätter Staminodien, bei anderen Arten fehlen dieselben gänzlich; ebenso sind bei den zu derselben Gruppe gehörigen Gattungen Stawelia und Johnsonia nur die drei inneren Staubblätter entwickelt; auch bei den ebenfalls zu den Asphodeloideae, aber in eine andere Untergruppe gehörigen Anemarrhena, Hewardia und Hodgsoniola ist nur der innere Staubblattkreis fruchtbar. Ebenso ist es bei Ruscus, dasselbe findet in der Gruppe der Allioideae bei Bordiaea, Stropholirion und Brevortia statt, während bei Leucocoryne, aus derselben Gruppe, nur die drei äusseren Staubblätter fruchtbar sind. Wie Leucocoryne verhält sich auch Heterosmilax, aber mit dem Unterschiede, dass die drei Staubblätter des inneren Kreises ganz unentwickelt geblieben sind.

Nach Pax (Amaryllidaceae, ebendort, 10. Lfg. pag. 101) neigt bei den Johnsonieae der innere Staubblattkreis zum Schwinden, was mit den obigen Ausführungen Engler's nicht stimmt. Es sollte hier wohl heissen: der äussere Staubblattkreis

2) J. G. Baker, Systema Iridacearum. Journ. of Linn. Soc. XVI., citirt nach dem Referate in Just's Jahresb. Jahrg. 1877.

Uebrigens ist die systematische Stellung von „Campynema" unsicher. Pax (natürl. Pflanzenfamilien. 10. Lfg. p. 141) sagt bei Besprechung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Iridaceae „Durch das einfache Andröceum erinnern sie an die Haemadoraceae, doch ist bei diesen gerade der innere Staubblattkreis entwickelt. Von den hexandrischen Amaryllidaceae, deren Blüthenstände

(gehörend in die Section Apogon, nach Baker's Eintheilung)[1]), bei den Irisarten: I. tridentata Pursh., I. setosa Pall. und unserer Iris Pseudacorus L., welche allein ich kenne, die inneren Abschnitte des Perigons, auch in entwickeltem Zustande sehr klein. Die Figuren 8 und 7, Taf. I. geben in natürlicher Grösse ein äusseres und zwei innere Perigonblätter dieser Irisart wieder. Es ist nicht zu leugnen, dass die Glieder des inneren Perigons hier den Eindruck rudimentärer (besser reducirter) Organe machen und offenbar stellt uns die Gruppe Pseudacorus nur eine geförderte Weiterbildung derselben Entwicklungstendenz, desselben Bildungsganges, vor, welche alle Irideen betreten haben. Ausser dem inneren Staminalkreis, der bereits verschwunden ist, bereitet sich hier auch der Ausfall der Glieder des inneren Perigons, welche auf denselben Radien mit den Gliedern des inneren Staminalkreises liegen, vor. So würden endlich Blüthen resultiren, die nur aus drei Kreisen, mit anteponirten Gliedern, bestünden. Ich nannte dies in dem unten bezeichneten Artikel „die Tracht der Zukunft", welcher einzelne Irideen zusteuern[2]).

Directe Beweise für thatsächlich erfolgte Rückschläge haben wir nur innerhalb der auf dem Wege der Cultur erzielten Thier- und Pflanzenrassen, und insbesondere bei vorgenommenen Kreuzungen. Nägeli[3]) führt, um zu beweisen, dass der Erbschaftsantheil bei der Vererbung nicht an den sichtbaren Merkmalen bemessen werden darf, folgenden Fall an: Eine Angorakatze und ein gewöhnlicher Kater (1. Generation) erhielten in einem Wurf sechs gewöhnliche Katzen (2. Generation). Zwei dieser Katzen gaben in drei Generationen einen Wurf, der neben gewöhnlichen Katzen je eine unver-

---

überdies anders gebaut sind, kommen nur die auch sonst isolirten Campynematoideen in Betracht, welche von einzelnen Autoren wegen ihrer extrorsen Antheren, wirklich mit den Irideen verschmolzen wurden; doch besitzen die Blüthen von Campynema sechs Staubblätter, so dass sie doch besser den Amaryllideen anzuschliessen sind, wohin sie auch Bentham neuerdings stellt.

1) A Synopsis of the known species of Iris. Gardener's Chronicle. 1876. Citirt nach dem Ref. in Just's Jahresb. Jahrg. 1876.

2) Die Teratologie als Behelf der phylogenetischen Forschung. Kosmos VI. Jahrg. 1882. Hier versuchte ich es auch, den Ausfall des inneren Staminalkreises, und die fortschreitende Bildungstendenz, wie sie bei Iris Pseudacorus sich zeigt, mechanisch zu begründen.

3) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. p. 199.

änderte Angorakatze enthielt. Dieser Fall (ich wählte absichtlich ein drastisches Beispiel) wird doch sicher von Niemanden als Störung in der Entwicklung, sondern unbedingt als Rückschlag angesehen werden. Und derlei Fälle von Rückschlag und somit die Möglichkeit von Rückschlag selbst, lassen sich ja an Tausenden von Beispielen erweisen. Sie sprechen aber auch für die Wahrscheinlichkeit, dass Rückschläge, welche auf weiter zurückreichende, uns nicht bekannte Ahnenstufen zurückgreifen, vorkommen. Wir werden deshalb, sobald wir unsere heutige Organismenwelt als Descendenz in steter Veränderung begriffener Entwicklungsreihen betrachten, auch Rückschläge dieser Organismen, auf verschiedene Stufen der Entwicklungsreihe, insbesondere auf die zuletzt durchlaufenen, zu erwarten haben [1]).

Gar zu häufig sind nun innerhalb des Pflanzenreiches Bildungen, welche wir als Rückschlagserscheinungen auf frühere, ausgestorbene Organisationstufen zu erkennen vermögen und mit Begründung als solche ansprechen dürfen, nicht, und immer wird es sich hierbei um Rückschläge auf verhältnissmässig wenig zurückgreifende Organisationsstufen handeln. Es soll nicht verschwiegen werden, dass Nägeli z. B. sich in dieser Hinsicht sehr skeptisch äussert [2]). Wenn wir

1) Peyritsch sagt in seiner Schrift „Ueber Pelorienbildungen“ (Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. LXVI. 1872) p. 26 „Da jede Art mit ihren Bildungsabweichungen sämmtliche Formen repräsentirt, die eine Organisation von bestimmtem Gepräge auf gegebene Veranlassung annehmen kann, so ist es wahrscheinlich, dass unter den so mannigfaltigen Anomalien derselben auch solche Formen vorkommen, die ein, wenn auch nicht ganz getreues Ebenbild ausgestorbener Gebilde darstellen, deren Descendenz nicht blos die eine Art, sondern auch im Systeme nahe oder vielleicht entfernter stehende Formen in sich begreift.“

2) „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“ p. 108. „Die dauernden und erblichen Eigenschaften, von deren Bildung wir etwas wissen, gehören alle der individuellen Veränderung im Culturzustande und der Rassenbildung an und hängen meistens mit der Kreuzung zusammen,“ und weiter p. 187 „Rückschläge auf frühere Organisationsstufen, welche nicht als Anpassungen zu deuten sind, finden im Pflanzenreich jedenfalls nur höchst selten, vielleicht auch gar nicht statt; so schlägt die geschlechtliche Befruchtung nicht in die Conjugation, die beblätterte Pflanze nicht in die Thallompflanze zurück.“ Und weiter „Das Verhalten der Anpassungsanlagen und ihrer manifesten Merkmale ist ein höchst mannigfaltiges, und was über Veränderung der Merkmale und über Rückschlag in frühere Formen wirklich beobachtet wurde, gehört alles dieser Kategorie an.“ Da Nägeli aber den Ausfall des inneren Staminalkreises offenbar als Anpassung auffassen würde, so ist es wohl sicher, dass er das Erscheinen der Glieder des inneren Staminalkreises ebenfalls als „Rückschlag“ bezeichnen möchte.

von dem gelegentlichen Erscheinen einzelner der reducirten oder ablastirten Staubblätter in den Gattungen der Scrophulariaceen (überhaupt innerhalb der Reihe der „Labiatiflorae" in der Fassung Eichler's), oder der Orchideen und ähnlichen Fällen absehen, so ist mir nur die Pelorienbildung bekannt, welche allgemeiner als ein solcher Rückschlag aufgefasst wird. Darwin führt dieselbe in seinem Werke „Das Variiren der Thiere und Pflanzen etc." ausführlich ins Treffen. Die Auffassung, dass Pelorien Rückschlagsbildungen sind, findet auch eine sehr wesentliche Stütze dort, wo innerhalb einer und derselben Familie Gattungen mit zygomorphen Blüthen neben solchen mit actinomorphen noch zusammen existiren[1]). Wer Pelorien einer Corydalis gesehen hat, wird kaum Zweifel hegen, dass dieser Gattung einst die gleiche Blüthenbildung eigen war, wie sie heute noch die Gattung Dicentra aufweist. Hier existirt gewissermassen das Ahnenbild der Gattung Corydalis noch in der Blüthenbildung bei Dicentra. Ein Gleiches lässt sich mit Beziehung auf die Gattung Geranium und Erodium von den Pelorien der Gattung Pelargonium sagen.

Als einen in ähnlicher Weise begründeten Fall von Rückschlagsbildung fasse ich nun das Erscheinen des inneren Staminalkreises bei Iris auf. Und da nur wenige solcher Fälle, durch längere Zeitperioden beobachtet und verfolgt zu sein scheinen, entschloss ich mich, den Erscheinungen bei Iris pallida fortdauernd meine Beachtung zu schenken. Dies sollte erstens durch weitere Controle jenes Irisstockes erzielt werden, an dem die Rückschlagsbildungen zunächst aufgefunden worden waren. Zweitens sollte die Vererbbarkeit jener Bildungen erprobt werden. Darwin[2]) hebt ja genug Thatsachen hervor, welche zeigen, „wie schwach, capriciös oder ganz fehlend das Vererbungsvermögen zuweilen ist," so dass, „wenn eine Eigenthümlichkeit zuerst erscheint, wir niemals voraussagen

---

1) Ferner spricht im gleichen Sinne, wie Peyritsch (Ueber Pelorienbildungen, p. 27, nachdem er betont hat, ein Beweis, dass regelmässige Blüthen Vorläufer von zygomorphen nothwendig gewesen sein müssten, sei nicht beizubringen) ausführt „die Parallele im Entwicklungsgange des einzelnen Pflanzen-Individuums, bei dem die Jugendzustände zygomorpher Blüthen den regelmässigen Bildungen sich mehr nähern, der Zygomorphismus im Allgemeinen erst in den späteren Stadien sich entwickelt."

2) Gesammelte Werke. III. Bd. p. 483.

können, ob sie vererbt werden wird.“ Von einem Rückschlage war nun eine solche innere Disposition zur Vererbung zu erwarten, und schien mir deshalb die Klarstellung dieser Frage von Werth. Auch Darwin[1]) sagt: „Die Folgerung, dass Pelorien keine blosse Monstrosität sind, ganz unabhängig von irgend einem früheren Zustande der Species, wird durch die Thatsache unterstützt, dass diese Bildung häufig streng vererbt wird, wie es bei den pelorischen Antirrhinum und Gloxinia und zuweilen bei der pelorischen Corydalis solida der Fall ist[2]).“

Endlich lag der Gedanke nahe, es zu versuchen, durch Auslese eine Form von Iris pallida zu züchten, welche die Glieder des inneren Staminalkreises stets ausbilden würde, als deren dem Ideale am meisten entsprechendes Vorbild, die Irisblüthe mit zwei Kreisen vollkommen entwickelter Staubblätter gelten muss. Die nach diesen Gesichtspunkten angestellten Versuche haben aber in ihrer Ausführung, erst während der Beobachtungsjahre selbst, Modificationen erfahren, als es sich zeigte, dass die Ergebnisse der Vererbung sehr instructive sind. Während anfänglich, speciell am Stammstocke[3]), nur eine beiläufige Schätzung des Verhältnisses, in welchem Blüthen normaler Bildung zu jenen stehen, welche Rückschlagserscheinungen zeigten, vorgenommen wurde, und nur Blüthen, die neue oder besonders auffällige Erscheinungen aufwiesen, besonders verzeichnet wurden, liessen dann die Ergebnisse der Vererbungskulturen hervortreten, wie nothwendig hier wie dort, des Vergleiches halber, genaue Zählungen sind. Während vollkommen verlässliche Zahlen vom Stammstocke erst von den Jahren 1887 und 1888 vorliegen, sind die procentischen Angaben der Vererbungskulturen nur für das Jahr 1884, und in diesem für zwei Kulturscheiben, nicht ganz zuverlässig, wenn auch gewiss annähernd richtig.

Was die Vererbungskulturen betrifft, so liegt bisher leider nur die Constatirung der Vererbung des Rückschlages in zwei Gene-

---

1) l. c. IV. Bd. p. 37.

2) Die Vererbbarkeit ist ferner nachgewiesen für die Pelorien von Digitalis purpurea durch Vrolik (Flora 1846. p. 98) und jene von Leonurus Cardiaca durch Peyritsch (Unters. über die Aetiologie pelorischer Blüthenbildungen. Denkschriften der Wiener Akad. 38. Bd. 1877).

3) So soll weiterhin der Stock von Iris pallida Lam. bezeichnet werden, an dem 1878 die Rückschlagserscheinungen zuerst beobachtet wurden.

rationen vor[1]), obwohl mit den Versuchen bereits im Jahre 1880 begonnen wurde. Dieser langsame Fortschritt hat seinen Grund zum Theil in zufälligen Verhältnissen, wie in der Unterbrechung meiner Beobachtungen durch eine Studienreise 1882/83, dann wieder durch die Uebersiedlung nach Innsbruck im Frühjahr 1889, oder im Zugrundegehen einer Fruchtanlage durch Pilzinfection im Jahre 1882, hauptsächlich aber in der langsamen Keimung der Irissamen und der langsamen Entwicklung der Pflanzen, denen zu Folge man in der Regel erst im dritten Jahre blühende Pflanzen erzielt. Auch ist zu bedenken, dass man Fruchtbildung eben von ganz bestimmten Blüthen anstrebt, dass aber die diesbezüglichen Wünsche nur in geringem Maasse sich verwirklichen.

Was nun die Methode der Beobachtung betrifft, wie sie jetzt an allen Kulturscheiben angewendet wird, am Stammstocke aber erst in den Jahren 1887 und 1888 durchgeführt wurde, sei erwähnt, dass alle Scheiben vom Beginne des Blühens bis zum Abschluss täglich beobachtet werden und über die Erscheinungen Buch geführt wird. Die normalen Blüthen werden Tag für Tag entfernt, die atavistischen[2]) in einer den Grad des Rückschlages markirenden Weise, durch Unterbinden mit verschiedenenfarbigen Fäden, gekennzeichnet, die interessantesten unter ihnen, von denen Samen zu weiteren Vererbungskulturen wünschenswerth wären, künstlich mit Pollen aus Blüthen möglichst ähnlicher Qualität bestäubt.

Die im Folgenden mitgetheilten Ergebnisse der Vererbungskulturen sind eine sorgfältige Zusammenstellung der beobachteten Thatsachen, welche es jedem Forscher ermöglicht, das gebotene Material zu benützen und die auch dann ihren Werth behält, wenn die Bildungsabweichungen nicht als Rückschlag, sondern nur als Variationserscheinungen angesprochen werden sollten.

Nach zwei Richtungen werden die weiteren Versuche, welche ich noch anzustellen gedenke, vollkommener ausgestaltet werden müssen. In den bisher erzielten Vererbungskulturen wurden die in Scheiben zusammengesetzten Pflanzen als Ganzes ohne Beachtung

---

1) Bis zur Drucklegung dieser Arbeit hat sich auch die Vererbung in dritter Generation ergeben.

2) Der Kürze halber werde ich öfters Blüthen, welche Rückschlagserscheinungen, d. i. Glieder des inneren Staminalkreises, aufwiesen, einfach als „atavistische Blüthen" bezeichnen.

des Verhaltens der Individuen behandelt. Es wird nun von Interesse sein, auch zu beobachten, wie sich die Individuen, welche aus Samen der gleichen Frucht erzogen wurden, verhalten. Ein derartiger Versuch ist bereits im Gange, und werden die separirt aufgestellten Individuen einer Vererbungskultur (2. Generation) bereits im nächsten Jahre zur Blüthe gelangen[1]).

Ferner ist bei den bisher erzielten Vererbungskulturen der väterliche Einfluss, d. h. das Maass der Einwirkung, welche der Pollen der zur Bestäubung resp. Befruchtung verwendeten Blüthe äusserte, vollständig unbeachtet geblieben, oder doch nur hypothetisch bestimmbar. Für die Pflanzen der Vererbungskulturen erster Generation (Scheibe I, II und III), habe ich die Beschaffenheit der zum Bestäuben verwendeten Blüthen, deren Pollen benutzt wurde, genau nicht verzeichnet; ich weiss nur, dass die betreffenden Blüthen dem gleichen Stocke angehörten und ebenfalls Rückschlagserscheinungen zeigten. Auch für die Pflanzen der Kulturen, welche die Vererbung in II. Generation enthalten, ist der väterliche Einfluss nicht bestimmbar. Wie am entsprechenden Orte noch erwähnt werden wird, zeigte die Mutter (die zur Samengewinnung bestimmte Blüthe) den Rückschlag in geringem Grade und war daher eine Samenerzielung nur versucht worden, um überhaupt in den Versuchen vorwärts zu kommen. Nun sind weitere Vererbungskulturen schon vorhanden, wo die Eigenschaften der Blüthe, deren Pollen zur Bestäubung verwendet wurde, genau verzeichnet sind. Allein auch hier wird noch die Frage offen bleiben, ob wirklich die künstliche Bestäubung zur Befruchtung geführt hat, oder ob nicht natürliche Bestäubung durch ein Insekt, mit Pollen irgend einer andern der nahe stehenden Blüthen eingewirkt hat[2]). Es wird überhaupt ein schwieriges und Geduld erforderndes Unternehmen sein, diesbezüglich sichere, ein-

---

1) Das Manuscript dieser Arbeit wurde grösstentheils schon 1888/89 verfasst. Durch meine Berufung nach Innsbruck war ich in dem neuen Wirkungskreise so sehr in Anspruch genommen, dass ich, insbesondere bei der unzureichenden Ausgestaltung des botanischen Institutes und ob Mangels eines Assistenten, zunächst von wissenschaftlicher Forschung nahezu ganz abgehalten war.

2) Auch Peyritsch „Untersuchungen über die Aetiologie pelorischer Blüthenbildungen" (Denkschriften der Wiener Akad. 38. Bd. 1877) gedenkt p. 31 dieser Schwierigkeit: „Bei derartigen (Vererbungs-) Versuchen sind Fehlerquellen und Störungen wohl zu berücksichtigen, die daraus resultiren, dass man gegenseitige Kreuzung der Individuen nicht verhindern kann."

wurfsfreie Ergebnisse zu erlangen. Doch hoffe ich durch geeignete Mittel seiner Zeit auch diese Schwierigkeit zu überwinden[1]).

Ein Abschnitt dieser Schrift soll das Vorkommen ähnlicher Erscheinungen, wie sie an Iris pallida Lam. beobachtet wurden, an andern Irisarten behandeln. Das Auftreten von Gliedern des inneren Staminalkreises bei der Gattung Iris erweist sich als keine besonders seltene Erscheinung, da dieselbe noch an drei Arten im botanischen Garten zu Graz beobachtet werden konnte[2]). Dabei lassen sich wesentliche Beziehungen in der Form des Rückschlages bei diesen drei Irisarten und bei Iris pallida feststellen, obwohl zwei der Arten, Iris aurea Lindl. und Iris tenuifolia Pall., jedenfalls entferntere Verwandte der Iris pallida Lam. sind, da bei ihnen dem äusseren Perigon die Bartbildung fehlt[3]).

Endlich gaben mir die vielfachen Beobachtungen an Irisblüthen eine ziemlich erschöpfende Kenntniss der an den Blüthen vorkommenden Bildungsabweichungen, weshalb einer der Abschnitte dieser Schrift auch eine Uebersicht der hauptsächlichsten teratologischen Gestaltungen der Irideenblüthe enthalten wird.

II. Die Vererbungskulturen.

1. Vererbung in erster Generation.

Im Jahre 1880 gelang es, an dem Stocke von Iris pallida Lam., welcher die Blüthen mit den Rückschlagserscheinungen hervorbringt, drei Blüthen, welche Glieder des inneren Staminalkreises enthielten, künstlich zu befruchten und davon Samen zu erzielen.

Diese Blüthen zeigten den Rückschlag in abgestuft verschiedenem Grade. Eine Blüthe enthielt alle drei Glieder des inneren Staminalkreises in staminodialer Ausbildung, die zweite nur ein Glied und

1) Die Versuche hätten von vornherein planvoller und exacter begonnen werden können, man muss aber beachten, dass der Beginn derselben in die Jahre fällt, wo ich erst angehender Fachmann war und noch nicht über jenes Maass von Erfahrung und Urtheil verfügen konnte, welches die Beschäftigung mit dem Fache während des vergangenen Decenniums erwerben half.

2) An Iris germanica 1891 auch im botan. Garten zu Innsbruck.

3) Nach J. G. Baker „A Synopsis of the known species of Iris“ (Gardener's Chronicle 1876) gehören Iris aurea und Iris tenuifolia der II. Section „Apogon“, Iris pallida der IV. Section, „Pugoniris“ an.

zwar dieses als Carpid, den andern normal vorhandenen Carpiden (so weit sich dies aus der Bildung der Narbe schliessen liess) ebenbürtig ausgebildet. Die dritte Blüthe besass ebenfalls nur ein Glied und zwar wies dasselbe die Form eines wenig ausgebildeten Staminodiums.

Die zweite Blüthe lieferte eine vierfächerige Kapsel (Fig. 1, Taf. I), womit meine schon vorher ausgesprochene Ansicht Bestätigung fand, dass die an Stelle von Gliedern des inneren Staubblattkreises nicht selten auftretenden Carpiden, völlig fruchtbar sein können[1]).

Das Fach, welches der überzähligen Narbe entsprach, war etwas enger als die übrigen, die Samen lagen darin nur in einer Reihe über einander. Die Gestalt der Samen aus der vierfächrigen Kapsel war von der jener, welche aus den andern beiden stammten, etwas abweichend. Die Samen waren etwas grösser, ihr Gesammtumriss war mehr kubisch, während die der beiden andern Kapseln, eine deutlich ausgesprochene Längsstreckung zeigten und von zwei annähernd parallelen Seiten abgeplattet erschienen. Aus den drei Kapseln wurden je fünfzehn Samen genommen und gewogen. Es ergab sich, dass in der That die Samen der vierfächerigen Kapsel entsprechend ihrer Grösse, auch an Gewicht ansehnlich von denen der beiden übrigen Kapseln verschieden waren. Fünfzehn Samen aus diesen wogen lufttrocken 0,68 und 0,743 g, fünfzehn Samen aus der vierfächerigen Kapsel 1,148 g. Gewiss ein recht beträchtliches Mehrgewicht!

Je zwölf dieser Samen wurden nun während des Winters 1880/81 im Warmhaus, in Töpfen, zur Aussaat gebracht. Im Sommer waren in einem Topfe ein Pflänzchen, in den beiden andern je zwei Pflänzchen aufgegangen. Die ganzen Topfkulturen wurden nun, in der Reservegruppe des botanischen Gartens, ins freie Land gesetzt. Hier zeigten sich im Frühjahe 1882 in jeder Scheibe noch weitere, aufgegangene Pflänzchen, und zwar in den Scheiben I und II je acht, in der Scheibe III etwa sechs Pflänzchen. Ich werde nun diese drei Kulturen in Hinkunft einfach als Scheibe I, Scheibe II und Scheibe III bezeichnen, wobei ich anfüge, dass in Scheibe I die Pflanzen, welche aus den Samen der Blüthe mit drei staminodialen

---

1) Vergl. meine Abhandlung „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Irideenblüthe etc.“ Graz 1879. p. 83.

Gliedern hervorgegangen waren, standen, in Scheibe II jene, welche von der Blüthe mit dem überzähligen Carpid, und in Scheibe III jene, welche von der Blüthe mit einem schwächlichen, staminodialen Gliede stammten.

Das Verhalten der Pflanzen in den drei Scheiben, resp. ihren Blüthen, soll nun in der Folge der Beobachtungsjahre bekannt gegeben werden.

1882.

Die Pflanzen der Scheibe I und III gelangen noch nicht zur Blüthe. In Scheibe II erscheint am 3. VI. die erste Blüthe, welche ein überzähliges Glied in staminodialer Ausbildung (zwitteriger Gestaltung, vergl. Fig. 2, Mitth. 1)*) enthält. Diese Blüthe wurde mit Pollen aus einer Blüthe des Stammstockes, welche staminodiale Glieder des inneren Staminalkreises enthielt, bestäubt. Die Befruchtung gelang, der schwellende Fruchtknoten ging jedoch später durch einen parasitischen Pilz, dessen Mycelium die Fruchtknotenwand durchwucherte, ein. Zwei weitere Blüthen waren normal.

1883.

Aus diesem Jahre fehlen Beobachtungen, da ich auf einer Studienreise in Deutschland war.

1884.

Scheibe I. Es wurden bei 40 Blüthen producirt, welche bis auf zwei alle normal waren. Von den abnormen war die eine dimer gebaut, fällt also nicht in den Bereich der atavistischen

*) Meine bisherigen Veröffentlichungen über Iris pallida Lam. will ich im Folgenden einfach unter „Mitth. 1 etc." citiren und führe sie deshalb hier mit Ordnungszahl sämmtlich an:

1. Vorhandensein des inneren Staubblattkreises bei Iris pallida Lam. IV. Jahresbericht des akadem. naturwiss. Ver. zu Graz. 1878.

2. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Irideenblüthe; Gestaltungen des inneren Staminalkreises derselben bei Iris pallida Lam. Ebendort, V. Jahresb. 1879.

3. Beiträge zur Pflanzen-Teratologie. Sitzungsber. der k. Akad. d. Wissensch. Wien. I. Ab. LXXXIV. Bd. 1881.

4. Die Teratologie als Behelf der phylogenetischen Forschung. Kosmos. VI. Jahrg. 1882.

5. Beiträge zur Pflanzen-Teratologie und Blüthenmorphologie. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. Wien. I. Ab. LXXXVII. Bd. 1883.

Erscheinungen, die andere besass ein Glied des inneren Staminalkreises. Es war als Carpid entwickelt, der vierten Narbe entsprach ein viertes, kleineres Fach im Fruchtknoten. An dieser Scheibe wurde die locale Ungunst des Terrains, schwerer Boden mit tiefer, nasser Lage in so weit besonders bemerkbar, als zur Blüthezeit die Inflorescenzsprosse, in Folge von Fäulniss in den basalen Partien, umfielen. Diese basalen, faulen Partien der Sprosse erwiesen sich, wohl secundär, massenhaft mit Bakterien erfüllt. In Folge des Umfallens der Sprosse musste eine Anzahl Blüthen schon im vorgeschrittenen Knospenstadium untersucht werden.

Scheibe II. Blüthen ziemlich zahlreich, die Mehrzahl normal, drei abnorm. Von diesen besass die eine ein überzähliges, röhrig-petaloides (vergl. Fig. 11, Mitth. 1) Glied und ist sicher atavistischer Natur. Eine zweite hatte vier Narben, aber unter der vierten Narbe auch ein überzähliges Stamen. Ich zähle auch diese Blüthe unter die atavistischen und komme noch nachträglich zu ihrer Besprechung. Die dritte Blüthe endlich war unvollkommen tetramer und hat wohl mit den Rückschlagserscheinungen nichts gemein. Ihr Diagramm ist im Holzschnitte Fig. 1 wiedergegeben. Der tetramere Aufbau kommt schon im Sepalenkreis zur Geltung, wir finden vorn in der Blüthe zwei, allerdings stark genäherte Sepalen. Ob diese beiden Sepalen aus ursprünglich gesonderten Anlagen hervorgegangen sind, oder ob frühzeitig Dedoublement des unpaaren Sepalums erfolgte, das lässt sich nicht entscheiden. Jedenfalls verursachte die Ausbildung zweier Sepalen vorn auch die Anlage je eines Stamens und je eines Carpids auf den entsprechenden Radien. Aeusseres Perigon, der Staubblatt- und Fruchtblattkreis wurden also tetramer, der Petalenkreis ist aber nur durch drei Glieder vertreten, das mediane, vordere Petalum fehlt. Der Ausfall desselben ist schon aus der genäherten Stellung der vorderen Sepalen verständlich, noch erklärlicher aber wird derselbe, wenn man beachtet, dass die beiden vorderen Stamina, ihrer genäherten Stellung wegen, verwachsen waren. Ein gemeinsames Filament trug zwei Antheren, die in ihrem oberen Drittel frei waren. Nachdem nun durch die Entwicklungsgeschichte festgestellt ist, dass der Staminalkreis früher



Fig. 1.

in Erscheinung tritt als die Glieder des Petalenwirtels[1]), ist es klar, dass zwischen den genäherten Sepalen und dem, ob gedrängter Stellung der Anlagen, entstehenden Doppelstamen der Raum für die Bildung eines Petalums an jener Stelle zu eng war, dass dasselbe entweder und zwar wahrscheinlich gar nicht zur Anlage kam, oder auf frühester Entwicklungsstufe zu Grunde gegangen sein muss.

Scheibe III. Es entwickelte sich bloss eine Inflorescenz mit fünf Blüthen; unter diesen waren drei normal, zwei abnorm. Eine der letzteren war pseudodimer[2]) und verweise ich rücksichtlich dieser auf die spätere Besprechung der „Pseudodimerie". Die andere Blüthe zeigte Rückschlag, es war ein ziemlich gut entwickeltes Stamen des inneren Staubblattkreises vorhanden.

Die besonders an Scheibe I zu Tage getretene, erwähnte Ungunst des Standortes der Kulturen, welche noch dadurch vergrössert schien, dass dieselben knapp an einem dem Publicum geöffneten Wege standen, nöthigte mich, im Spätherbste 1884 die Uebersetzung der Kulturen an einen günstiger gelegenen, trockenen, dem allgemeinen Zutritte abgeschlossenen Ort vorzunehmen.

1885.

Scheibe I giebt 47 Blüthen, davon sind 41 normal, 6 abnorm gebaut. Von diesen letzteren weisen Rückschlagserscheinungen nur zwei Blüthen (d. i. 4,3 % aller) auf, und zwar besass die eine ein staminodiales, die andere ein als Carpid entwickeltes Glied des inneren Staminalkreises. Die vier übrigen abnormen Blüthen waren in folgender Weise abweichend. Eine war regelmässig dimer gebaut. An zweien, welche die normale Zahl von Blüthenphyllomen aufwiesen, war die bartlose Ausbildung von Sepalen bei der einen eines, in der andern zweier bemerkenswerth. Dazu gesellte sich noch eine verkümmerte Ausbildung je eines Stamens und eines Carpids, welche mit dem bartlosen Sepalum auf dem gleichen Radius lagen (vergl. den Holzschnitt Fig. 10). Die Verkümmerung des Carpids ging in einer Blüthe so weit, dass selbes zu keiner Fachbildung im Fruchtknoten gelangte, dieser sonach nur zweifächerig war. Die Narbe dieses Carpids war klein und mehrfach zerschlitzt.

1) Vergl. Mitth. 2.
2) Vergl. Mitth. 5, p. 22.

Die vierte Blüthe schliesst sich den beiden eben besprochenen an und stellt offenbar einen Fortschritt in der gleichen Bildungsrichtung vor. Auch in dieser Blüthe (Holzschnitt Fig. 2) war das eine Sepalum bartlos entwickelt; weiters zeigte sich das andere der paarigen Sepalen stark gegen die Mediane gerückt. Dem in der Form eines Petalums entwickelten äusseren Perigonabschnitt sind ferner keine Geschlechtsblätter auf gleichem Radius vorgestellt; es liegt also der Ausfall je eines Stamens und Carpids vor. Die hier ausgefallenen Glieder correspondiren mit jenen, welche in den vorher besprochenen Blüthen in verkümmerter Gestalt auftraten. Die Blüthe ist vom innern Perigon ab dimer gebaut, allerdings nicht mit der, für regelmässige Dimerie geltenden Querstellung der äusseren Perigon-, der Staub- und der Fruchtblätter. Wahrscheinlich erschien das bartlose Sepalum in der Anlage verspätet gegenüber den beiden andern Gliedern des Quirls, was auch in der etwas höheren Insertion angedeutet sein dürfte.

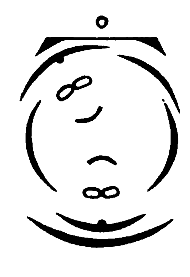


Fig. 2.

Scheibe II. Es werden 19 Blüthen entfaltet, darunter 7 normale und 12 abnorme. Von den letzteren sind eine ohne Rückschlagserscheinungen, 11 (d. i. nahezu 58 %) aber durch Rückschlag ausgezeichnet. Unter diesen enthalten vier je ein Glied des inneren Staminalkreises und zwar als Carpid entwickelt; eine Blüthe besitzt zwei überzählige Glieder, das eine als Carpid, das andere als Staminodium ausgebildet; vier Blüthen hatten je ein Glied in staminodialer Ausbildung; eine Blüthe zeigt alle Glieder des inneren Staminalkreises, zwei in staminodialer Ausbildung, eines als vollkommen entwickeltes Stamen, letzteres wird überdies noch von einer vierten, überzähligen Narbe gedeckt. Auf dieses, scheinbar einem sechsten Quirl angehörige Glied komme ich bei Besprechung der Blüthen des Stammstockes aus dem Jahre 1888 zurück.

Nun trat aber an zwei atavistischen Blüthen noch eine anderweitige, besonders auffallende Abnormität auf, und zwar in einer Blüthe, welche ein Staminodium enthielt und in jener, welche alle drei Glieder des inneren Staminalkreises aufwies. An der ersteren zeigte eines der Sepalen, an der letzteren zwei, eine Ueberspreitung, die in Fig. 3, Taf. I wiederzugeben versucht wurde. Mitten aus

dem Barte des Sepalums erhebt sich ein ganz ansehnlicher, petaloider Lappen, der dem allgemeinen Gesetze solcher Enationsbildungen folgend, seine Oberseite der Oberseite des tragenden Sepalums zukehrt[1]). Diese Ueberspreitungen, welche sonst nie, weder am Stammstocke noch in den Vererbungskulturen, auftraten, dürften als Folge der, durch die Versetzung im Herbste des Vorjahres, gegebenen Störungen aufzufassen sein. Sicher gehört dahin auch die elfte abnorme und hochgradig verkümmerte Blüthe. Sie bestand aus einem Sepalum, einem Petalum, und einem schwach entwickelten, dem Sepalum anteponirten Stamen. Ein Carpid fehlte und dementsprechend auch ein Fruchtknoten. Die letzte der abnormen Blüthen hat einen etwas complicirteren Aufbau, ist aber trotzdem wohl den atavistischen Blüthen zuzuzählen. Die zwei paarigen Sepalen standen etwas über das Normale von der Mediane ab; an Stelle des unpaaren Petalums fanden sich zwei Petala neben einander, in der Grösse den normalen Petalen nur wenig nachgebend. Das mediane Stamen des inneren Kreises war ausgebildet, wurde aber überdies durch eine überzählige Narbe gedeckt. In den Holzschnitt-Figuren 23 a, b, d sind Diagramme ganz ähnlicher Blüthen wiedergegeben, die alle zusammen besprochen werden sollen.

Scheibe III. Im Ganzen 49 Blüthen, und zwar 41 normale, 8 abnorme. Von den letzteren sind sieben Blüthen (d. i. 14,3 %) mit Rückschlagserscheinung, eine von anderweitig abnormer Gestaltung. Die erwähnten sieben Blüthen hatten jede ein Glied des inneren Staubblattkreises in staminodialer Ausbildung entwickelt. Von allen in den drei Scheiben vorgenommenen Bestäubungen atavistischer Blüthen, mit Pollen von ebensolchen aus dem Stammstocke, ergab nur eine der bezeichneten sieben Blüthen dieses Stockes eine reife Kapsel. Die Samen derselben wurden zu Versuchen über die Vererbung in zweiter Generation benutzt.

Die achte der abnormen Blüthen stellt eine hochgradige Bildungsabweichung dar. Zu ihrer Erläuterung verweise ich auf das im Holzschnitte Fig. 15 gegebene Diagramm, welches mit dem der hier besprochenen Blüthe viel Aehnlichkeit aufweist. In der Blüthe finden sich drei Sepala und fünf Petala. Vor Allem fällt

---

1) Eine Ausnahme von dieser Regel habe ich kürzlich in der Oesterreich. Bot. Ztg. 1890 No. 9 beschrieben.

Apostasis eines Kelchblattes auf. Zu tiefst, und von dem nächsten Wirtel durch ein Internodium von über 1 cm Länge geschieden, steht ein grosses, wohl ausgebildetes Sepalum vollständig isolirt. Es folgen dann ungefähr in einem Wirtel zwei Sepala, die ihrer Stellung nach, den normalen, paarigen entsprechen, und in demselben Wirtel, über dem ersten, isolirt stehenden Sepalum, zwei in Gestalt von Petalen entwickelte Blätter, welche rechts und links von der Mediane des unterhalb stehenden Sepalums fallen. Auf diesen viergliedrigen Kreis folgt ein dreigliedriger Petalenwirtel, dessen Glieder die Stellung des normalen Petalenkreises zeigen, also jene, welche dem Vorhandensein eines einzigen, unpaaren Sepalums in der Mediane, bei vorausgehendem Cyklus, entsprechen würde. Das rechte paarige Petalum ist durch Ausbildung eines schwachen Bartes abweichend. Dem dreigliedrigen Petalenkreis folgt in ziemlich normaler Stellung der äussere Staminalkreis und der normale Carpidenwirtel. Das unpaare Stamen und das unpaare Carpid sind etwas von der Mediane nach rechts verschoben. Da ähnliche Blüthen in den folgenden Jahren noch zahlreicher erschienen, sei ihre Besprechung, beziehungsweise Deutung auf später vorbehalten und hier auf die Diagrammfiguren 15—18 verwiesen.

1886.

Scheibe I. 60 Blüthen: 53 normal, 7 abnorm. Rückschlag zeigt nur eine Blüthe (1,6 %) und zwar ein Staminodium an der Stelle eines Stamens des inneren Kreises. Die übrigen sechs Blüthen sind anderweitig abnorm, insbesondere durch Ausfall oder Verkümmerung einzelner Phyllome der normalen Blüthe. Es soll versucht werden, dieselben kurz zu besprechen: Eine Blüthe war echt dimer. Eine zweite normal, bis auf den Ausfall des medianen, unpaaren Petalums und die schwache Bartbildung am rechtsseitigen der paarigen Petalen. Ersterer wird offenbar durch die bedeutende Näherung der beiden paarigen Sepalen bedingt, die statt eines Winkels von 120° nur einen solchen von 90° einschliessen. Eine dritte Blüthe ist ausgezeichnet durch den Ausfall des medianen Petalums, wobei hier Verwachsung der paarigen Stamina hinzutritt, und endlich die Ausbildung von bloss zwei Narben. Die verwachsenen Stamina haben ein gemeinsames Filament. Auch in dieser Blüthe ist der Winkelabstand der paarigen Sepalen auf nur 90° verkleinert.

Die beiden letzt besprochenen Blüthen sind Vorstufen zur Pseudodimerie. Eine vierte Blüthe zeigt folgende Abweichungen: rechtes, paariges Sepalum mit rudimentärem Barte, Ausfall des rechtsseitigen der paarigen Carpiden. Dasselbe wird vielleicht durch einen staminodialen, dem rechtseitigen der paarigen Stamina angewachsenen Lappen vertreten. Zwei Blüthen endlich sind nahezu übereinstimmend und bespreche ich deshalb bloss eine derselben und füge zur Erläuterung das Diagramm Fig. 3 bei. An Stelle eines der paarigen Sepala findet sich ein petalumähnliches Blatt; auf demselben Radius fehlt das Staubblatt, während das Carpid entwickelt ist. Auch das mediane Petalum fehlt. Aehnliche Blüthen sind aus Scheibe I, aus der Blüthenperiode 1885 schon erwähnt (vergl. p. 68); dort standen, anteponirt dem bartlosen, oder mit rudimentärem Barte versehenen Sepalum, ein verkümmertes Staubblatt und eine verkümmerte Narbe. Der im Diagramm Fig. 2 gegebene Fall stellt offenbar eine excessive Weitergestaltung dar, welche in dieselbe Reihe der Bildungsabweichung gehört. In der Blüthe, deren Diagramm Fig. 3 giebt, trat noch die petaloide Gestaltung des medianen Stamens hinzu. Nur die eine Hälfte desselben war blumenblattartig entwickelt, die andere wies noch einen gut ausgebildeten Staubbeutel auf (Fig. 6, Taf. II).

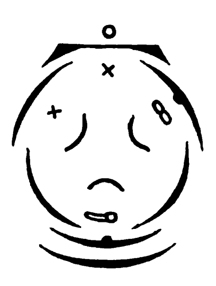


Fig. 3.

Scheibe II. 39 Blüthen: 38 normal, eine (d. i. 2,5 %) abnorm; diese mit einem schwachen Staminodium als Rückschlagserscheinung.

Scheibe III. 45 Blüthen: 22 normal, 23 abnorm. Von letzteren sind 22 (d. i. 48,8 %) mit Rückschlagserscheinungen, eine anderweitig abnorm. Von den 22 atavistischen Blüthen besitzen sechs (27,3 %) je ein Glied, zwei (9 %) je zwei Glieder und 14 (63,7 %) alle drei Glieder des inneren Staminalkreises.

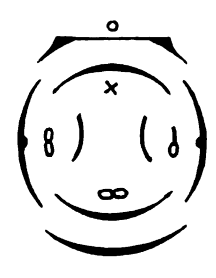


Fig. 4.

Unter sechs Blüthen mit einem Gliede des inneren Staminalkreises sind zwei besonders erwähnenswerth. Die eine war dimer gebaut, hatte aber auch bei diesem Aufbau ein ziemlich

vollkommen entwickeltes Stamen des inneren Kreises entwickelt (vergl. das Diagramm Fig. 4). Nebstbei war das rechtseitige Stamen des äusseren Kreises in der Form eines Blumenblattes entwickelt, das jedoch an einer Seite Loculamentbildung aufwies (Fig. 5, Taf. II).

Die andere Blüthe ist insofern interessant, als sie, zur Pseudodimerie hinneigend, trotzdem ein ziemlich vollkommen entwickeltes Staubblatt des inneren Kreises aufweist. Ihr Diagramm giebt Fig. 5. Die beiden paarigen Sepala sind genähert, der Winkel, welchen sie einschliessen auf 92° (normal 120°) verkleinert. Dies bedingt den Ausfall des unpaaren Perigonblattes. Noch mehr sind die paarigen Staubblätter genähert, und anscheinend waren die beiden paarigen Carpiden durch eine einzige in die Mediane gestellte Narbe vertreten. Thatsächlich liess sich zwischen den beiden gut ausgebildeten Narben der Blüthe noch eine dritte, ganz verkümmerte auffinden, die auch an der Bildung des Fruchtknotens betheiligt war, aber nur ein kleines, leicht übersehbares Fach mit wenigen Samenanlagen gebildet hatte. Das rechte der paarigen Stamina zeigte an der Basis der Anthere, von der Mittellinie entspringend, ein pfriemliches, petaloidgefärbtes Anhängsel (Taf. I, Fig. 4).

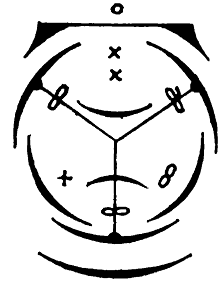


Fig. 5.

Die zwei Blüthen mit je zwei Gliedern des inneren Staminalkreises boten nichts besonders Bemerkenswerthes.

In den 14 Blüthen mit allen drei Gliedern des inneren Staubblattkreises, waren diese Glieder bald in mehr oder minder vollkommener Staubblattform, bald staminodial-petaloid ausgebildet. Sie wurden mangels ähnlicher Blüthen am Hauptstocke mit Pollen aus gleichartigen Blüthen des Stockes, also kreuzweise bestäubt, doch wurde nur eine Kapsel erzielt. Die Samen dieser wurden zu einer zweiten Serie von Versuchen über die Vererbung in zweiter Generation verwendet.

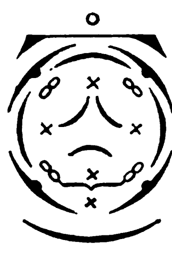


Fig. 6.

Es erübrigt endlich noch die Besprechung der anderweitig monströsen Blüthe, deren Entstehung man sich leicht erklären kann. Ihr

Diagramm, Fig. 6, zeigt uns einen tetrameren Aufbau, der in trimeren übergeht. Tetramer ist der Sepalenkreis. Der äussere Staminalkreis schien beim ersten Ansehen nur trimer zu sein, in der Mediane der Blüthe, vorn, stand ein einziges Stamen. Wie Fig. 10, Taf. I zeigt, ist jedoch dieses Staubblatt aus zweien durch Verwachsung entstanden und resultirte jedenfalls aus zwei Anlagen. Der Ausfall des medianen Petalums ist ohneweiters verständlich. Im Carpidenkreis tritt Trimerie ein. Das auf Seite 66 Gesagte gilt auch zur Erläuterung dieser Blüthe, in der die dort vorhandenen Verhältnisse nur einen Schritt weiter geführt erscheinen.

1887.

Scheibe I. Es gelangen 209 Blüthen zur Entfaltung und zwar 185 normale, 24 abnorme. Unter diesen sind aber nur sieben atavistisch, die andern zeigen Bildungsabweichungen anderer Art. Auf die atavistischen entfallen sonach 3,3 %. Sechs dieser Blüthen enthalten nur ein Glied, die siebente aber zwei Glieder des inneren Staminalkreises. Diese Glieder sind vorwiegend von staminodialer Ausbildung; in zwei Blüthen haben sie den Charakter eines unvollkommen entwickelten Carpids, in einer Blüthe erscheint ein Glied als relativ gut entwickeltes Stamen. Diese letzte Blüthe ist auch ob einer anderweitigen Abweichung bemerkenswerth. Ihr Diagramm, Fig. 7, zeigt uns das Vorhandensein von Bartbildung am innern Perigon. Und zwar besass das mediane, unpaare Glied vollständig sepalenartige Ausbildung, während die paarigen Glieder nur einen rudimentären Bart aufwiesen[1]).



Fig. 7.

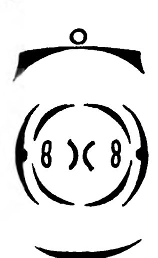
Die nicht atavistischen, abnormen Blüthen lassen sich bis auf drei, gesondert zu erwähnende, in zwei Gruppen zusammenfassen. Von den drei genannten Blüthen zeigte die erste den Ausfall des medianen (hinteren) Petalums, und das linke Stamen besass ein petaloides Anhängsel. Im Uebrigen war die Blüthe normal. So

1) Eine annähernd gleiche Bildung, wo die Unterschiede im Bau der Sepala und Petala einer Irisblüthe verschwanden, wird im Gard. Chron. 1878. S. 508 erwähnt. Nur scheinen in diesem Falle die Sepalen petalenartige Ausbildung gezeigt zu haben. Leider ist die Art nicht bezeichnet.

wie diese gehört auch die zweite Blüthe zu den Vorstufen der pseudodimeren Ausbildung. Auch hier war der Ausfall des hinteren Petalums vorhanden, überdies waren die paarigen Stamina verwachsen, auf einem median stehenden Filament befanden sich zwei Antheren; Carpiden gelangten noch drei zur Bildung. Die dritte Blüthe zeigte einen schwachen Anlauf zu tetramerem Aufbau. Der äusserste Wirtel war viergliederig, das vierte Glied jedoch von dem Ansehen eines Petalums und wahrscheinlich auch nur ein vorzeitig gebildetes Glied des Petalenkreises. Scheinbar fehlte der Petalenwirtel vollständig, die übrigen Kreise waren trimer; auf dem Radius, auf den das petalumartige, anscheinend im Sepalenwirtel stehende Blatt fiel, war kein Staubblatt und kein Carpid entwickelt.


Fig. 8.

Die eine Gruppe der anderweitig abnormen Blüthen umfasst echte Dimerie und Uebergangsbildungen zu solcher. Zwei Blüthen waren vollkommen dimer. Drei Blüthen hatten den im Diagramm Fig. 8 veranschaulichten Bau. Wie daraus ersichtlich, waren die Sepala zwar quergestellt, aber nicht genau einander gegenübergestellt, sondern nach unten etwas convergirend. Es treten nun hinten statt des einen Petalums zwei auf. Eine Blüthe zeigte Convergenz der Sepalen nach hinten und dementsprechend zwei Petala vorn, also unserem Diagramm Fig. 8 entsprechend dann, wenn dasselbe um 180° gedreht wird. Dazu kam in diesem Falle eine dritte, unvollkommen ausgebildete Narbe, ihrer Stellung im Carpidenkreis nach, alternirend zwischen das Petalenpaar fallend.


Fig. 9.

Eine in dieselbe Gruppe gehörige Blüthe giebt das Diagramm Fig. 9. Die Sepala waren relativ klein und genau quergestellt, die Petala dedoublirt (oder schon zu vieren angelegt), die rechtsseitigen Glieder mit kaum bemerkbarer, rudimentärer Bartbildung.

Die zweite Gruppe der nicht atavistischen, abnormen Blüthen findet sich unter den Blüthen dieser Scheibe schon in den Jahren 1885 und 1886 vertreten. Das eine oder das andere der paarigen Sepala erfährt eine schwächere Ausbildung, entbehrt des Bartes und

erscheint petalenartig. So liegen die Verhältnisse im einfachsten Fall, und zwei Blüthen zeigten die Verhältnisse, wie sie im Diagramm Fig. 10 wiedergegeben sind. In der Regel nun erfahren auch die übrigen Glieder, welche auf gleichem Radius mit diesem petalenartigen Sepalum stehen, eine kümmerliche Ausbildung, oder es kann das eine oder das andere ganz ausfallen (vergl. Fig. 3). In zwei Blüthen fanden sich auf dem bezeichneten Radius nicht mehr je ein Stamen und ein Carpid, sondern ein einziges Glied, welches halb petaloid-narbenartig, halb staubblattartig entwickelt war. Eine fünfte Blüthe entsprach den eben besprochenen, nur fehlte die Bartbildung auch dem zweiten der paarigen Sepala. Die sechste Blüthe dieser Gruppe endlich entsprach in ihrer Ausgestaltung dem Diagramme in Fig. 10, nur fand sich in ihr, anteponirt dem bartlosen Sepalum und ein Staubblatt vertretend, ein petaloides Glied mit Thekenrudimenten. Weiter reichende Abweichungen derselben Reihe und von dem gleichen Stocke finden wir aus den Jahren 1885 und 1886, S. 67 und S. 71 erwähnt (vergl. auch die Diagramme Fig. 2 und Fig. 3).



Fig. 10.

Scheibe II. Es erscheinen 104 Blüthen; davon sind 83 normal, 21 abnorm, und 20 dieser, somit 19 % mit Rückschlagserscheinungen.

Die eine, anderweitig abnorme Blüthe hatte an Stelle eines Stamens des normalen Staubblattkreises ein nahezu vollkommen entwickeltes Petalum, an dem allerdings auch Spuren von Loculamentbildung zu finden waren.

Von den 20 Blüthen mit vererbtem Rückschlag zeigten sechs je zwei Glieder des inneren Staminalkreises, 14 je ein Glied desselben ausgebildet. Bei diesen letzteren war in sieben Fällen das Glied in Form eines Staminodiums vorhanden, wieder in sieben Fällen in der Form eines gut entwickelten Carpids. Von den sechs Blüthen mit zwei Gliedern des inneren Staubblattkreises hatten drei die beiden Glieder in der Gestalt von Staminodien, in einer Blüthe war das eine Glied staminodial, das andere in der Form eines functionsfähigen Carpids, in der fünften und sechsten Blüthe waren beide Glieder in letzterer Ausbildung vorhanden.

Eine dieser Blüthen verdient noch insofern besonders hervorgehoben zu werden, als die Rückschlagserscheinung mit anderweitiger Bildungsabweichung combinirt erschien. Der Aufbau war nämlich ein unvollkommen tetramerer, ganz so wie es das Diagramm Fig. 6, pag. 72 darstellt. Die Blüthe glich vollkommen der dort beschriebenen, nur waren die beiden vorderen Stamina in dieser Blüthe, obschon stark genähert, doch ganz frei, nicht verwachsen und traten zwei überzählige Carpiden hinzu, welche als Glieder des inneren Staminalkreises zu deuten sind, und die im Diagramme, Fig. 6 hinten und rechterseits, je zwischen den Gliedern des vorausgehenden äusseren Staubblattkreises zu ergänzen wären. Es liegt also hier ein Fall unvollständiger Tetramerie, bei gleichzeitiger Entwicklung von Gliedern des inneren Staminalkreises, vor.

Da die Pflanzen dieser Scheibe aus den Samen einer Frucht hervorgingen, die aus einer Blüthe, mit einem in Carpidengestalt entwickelten Gliede des inneren Staminalkreises, erzogen wurde, so wird ersichtlich, dass sich die Tendenz, Glieder des inneren Staminalkreises in der genannten Ausbildung zu entwickeln, hier in hohem Maasse vererbt hat.

Scheibe III. Die Pflanzen dieser Scheibe hatten schon im Vorjahre ein sehr bemerkenswerthes Verhalten gezeigt. In noch höherem Maasse war dies 1887 der Fall, und ich meine, dass es zweckmässig sein mag, speciell für diese Scheibe einmal das ganze, während der Blüthezeit geführte Tagebuch zu veröffentlichen. Es können aus demselben vielleicht die Stützen für einen oder den andern Schluss gewonnen werden.

Beginn des Blühens am 4., Schluss am 18. Juni.

4. VI.	1 Blüthe	atavistisch, zwei gut entwickelte Staminodien am entsprechenden Orte.
6. VI.	1 Blüthe	atavistisch, ein Staminodium.
7. VI.	10 Blüthen	alle atavistisch und zwar: drei Blüthen mi je einem, zwei mit je zwei Staminodien. Fünf Blüthen haben alle drei Glieder des inneren Staminalkreises ausgebildet, und zwar in zwei Blüthen in Gestalt ziemlich vollkommen entwickelter Staubblätter, in den andern in staminodialer Ausbildung.

8. VI. 2 Blüthen normal.
6 Blüthen atavistisch und zwar: drei mit allen drei Gliedern, zwei mit zwei, eine mit einem Glied des inneren Staubblattkreises in staminodialer Gestaltung.

9. VI. 1 Blüthe normal.
5 Blüthen atavistisch und zwar: drei mit drei, zwei mit zwei Gliedern des inneren Staubblattkreises.

10. VI. 5 Blüthen normal.
14 Blüthen atavistisch und zwar: fünf Blüthen mit allen drei Gliedern, sechs mit zwei, drei mit einem Glied des inneren Staubblattkreises. Die Ausbildung der Glieder vorwiegend staminodial, doch zeigen die Staminodien häufig Loculamentbildungen. In einer Blüthe zwei Glieder als vollkommen entwickelte Staubblätter, das dritte Glied staminodial. Auch die carpidenartige Gestaltung tritt auf.

11. VI. 7 Blüthen normal.
15 Blüthen atavistisch; davon acht mit einem Glied, und zwar dasselbe in drei Fällen petaloid-staminodial, in zwei Fällen staminodial, mit mehr oder minder entwickeltem Thekenrudiment, in drei Fällen als Stamen. Vier von den fünfzehn Blüthen besitzen alle drei Glieder, diese staminodial gestaltet. In einer Blüthe kommt ein vollkommenes Stamen vor. Drei Blüthen haben zwei Glieder des inneren Staminalkreises in petaloid-staminodialer Gestaltung.

12. VI. 1 Blüthe normal.

13. VI. 4 Blüthen normal.
5 Blüthen atavistisch; davon vier mit einem Glied, dieses in zwei Fällen staminodial, in einem als Stamen, in einem petaloid-narbenartig ausgebildet. Eine Blüthe mit zwei Gliedern, das eine petaloid-narbenartig, das andere als Stamen.

14. VI.	7 Blüthen	normal.
	1 Blüthe	atavistisch, ein Glied petaloid-narbenartig.
	1 Blüthe	abnorm ohne Atavismus.
15. VI.	4 Blüthen	normal.
	1 Blüthe	atavistisch, jedoch auch anderweitig abnorm.
	5 Blüthen	abnorm ohne Atavismus (Dimerie und Pseudodimerie).
16. VI.	3 Blüthen	normal.
	3 Blüthen	abnorm ohne Atavismus (Pseudodimerie).
17. VI.	1 Blüthe	normal.
	3 Blüthen	abnorm, nicht atavistisch, eine davon vollkommen tetramer.
18. VI.	1 Blüthe	abnorm ohne Atavismus.

Es kamen sonach in dieser Scheibe 106 Blüthen zur Entfaltung und zwar 35 normale und 71 abnorme. Von letzteren wiesen 58 Rückschlagserscheinungen auf, während 13 Blüthen anderweitige Bildungsabweichungen zeigten. Procentisch ausgedrückt waren 67 % der Blüthen abnorm und 55 % atavistisch. Von diesen hatten 36 % ein Glied, 30 % zwei Glieder, 34 % alle drei Glieder des inneren Staubblattkreises.

Speciell hervorzuheben ist über die atavistischen Blüthen nur wenig. In einer Blüthe, welche ein Glied des inneren Staubblattkreises entwickelt hatte, war dieses in carpidenartiger Gestalt vorhanden, doch war in der Mittellinie desselben auch Loculamentbildung bemerkbar[1]) (Fig. 5, Taf. I). Wie der Querschnitt durch den Narbentheil, in der Höhe der Loculamente geführt (Fig. 6, Taf. I), zeigt, waren zwei Pollenfächer vorhanden, welche anscheinend gut entwickelten Pollen enthielten. Es ist diese Gestaltung eine neue Stufe bereits vorher öfters beobachteter Fälle „zwitteriger" Ausbildung der an Stelle eines Stamens des inneren Staminalwirtels auftretenden Phyllome.

Ausserdem wäre zu erwähnen, dass in zwei Fällen carpidenartig entwickelte Glieder eine gleichsam verkehrte Stellung hatten,

1) Aehnliche zwitterige Ausgestaltung einzelner Phyllome habe ich in Mitth. 3 für Digitalis grandiflora Lam. beschrieben. Hier fanden sich an wenig veränderten Staubblättern ovula. Entweder sassen diese dem Filament auf, oder die halbe Anthere war durch placentares Gewebe ersetzt, so dass den Loculamenten einer Antherenhälfte gegenüber ovula zu finden waren.

insofern nämlich, als das Narbenhäutchen, welches normal an der extrorsen Seite entwickelt ist, sich an der introrsen fand.

Endlich soll noch jene Blüthe besprochen werden, die neben der Rückschlagserscheinung auch eine anderweitige Abweichung aufwies. Fig. 11 giebt ihr Diagramm. Wie man sieht, ist in der Blüthe das unpaare Stamen des äusseren Kreises durch ein Blumenblatt ersetzt. Auch das linke der beiden vorhandenen paarigen Glieder des inneren Staubblattkreises ist in petaloider Gestalt ausgebildet, doch fand sich einerseits an diesem blumenblattartigen Gebilde noch ein Rudiment eines Pollenfaches vor. Das rechte Glied war in der Form eines verkrüppelten Stamens ausgebildet, hatte aber nebstdem ein unbedeutendes, petaloides Anhängsel.



Fig. 11.

Es erübrigt noch die Besprechung der dreizehn anderweitig abnormen Blüthen. Sieben dieser waren Vorstufen zu pseudodimerem Aufbau. Ich übergehe hier dieselben und werde eine oder die andere in dem besonderen Abschnitte, welchen ich weiter unten der Pseudodimerie widmen will, zu erwähnen haben.

Die achte Blüthe war echt dimer, d. h. mit Orientirung der Sepalen: quer zur Abstammungsachse. Nur war eine der Narben in ihrer oberen Hälfte gespalten, was wohl auf ein relativ spät eingetretenes Dedoublement zurückzuführen sein wird. — Eine neunte Blüthe war vollkommen tetramer gebaut.

Die letzten vier Blüthen waren von weitgehender Abweichung und lassen nur schwer, zum Theil auch gar nicht eine halbwegs begründete Erklärung zu, um so weniger als auch die Orientirung derselben zur Abstammungsachse nicht sicher ermittelt wurde. Die Figuren 12 und 13 geben die Diagramme dieser Blüthen. Erklärungsversuche, die doch mehr oder minder unzuverlässig sein würden, beizufügen, erachte ich für müssig. Eine Deutung lässt sich ja wohl für Alles gewinnen, aber meiner Ansicht nach gehört dazu auch eine einigermaassen sichere Begründung, und eine solche vermag ich hier nicht zu geben. Hervorheben möchte ich aber die



Fig. 12.

aus dem Tagebuche (vergl. S. 76) hervortretende Thatsache, dass, während die ersten Blüthen atavistisch waren, dann später solche mit normalen untermengt erscheinen, die anderweitig abnormen

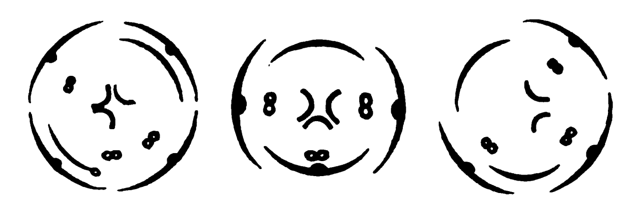


Fig. 13.

Blüthen erst ganz gegen den Schluss der Blüthezeit auftreten[1]). Ich meine, dass darin ein Fingerzeig liegt, dass zwischen den durch Atavismus abnormen Blüthen und den anderweitig monströsen, ein tieferer Unterschied zum Ausdruck gelangt. An sehr reichblüthigen Pflanzenstöcken wird man gegen das Ende des Blühens immer leicht monströse Blüthen beobachten. Besonders häufig kommt es z. B. vor, dass bei Pflanzen mit pentameren Blüthen schliesslich tetramere, auch trimere oder solche, wo Reduction der Glieder in einzelnen Wirteln auftritt, erscheinen; ebenso auch solche, wo Verschiebungen und Verkümmerungen von Blüthenphyllomen sich finden. Solche monströse Blüthen sind, glaube ich, ein Ausdruck für die Erschöpfung des blüthenbildenden Materials in dem betreffenden Pflanzenstocke, und so möchte ich denn auch die letzt erwähnten Blüthen dieses Irisstockes auffassen.

In dieser Scheibe wurden fünf Kapseln, welche in Folge natürlicher Bestäubung resp. Befruchtung sich entwickelt hatten, geerntet. Da die dazugehörigen Blüthen nur mindere Ausbildung der Rückschlagserscheinungen aufgewiesen hatten, wurden die gewonnenen Samen zu weiteren Vererbungsversuchen nicht verwendet.

---

1) Auch Peyritsch (Unters. über die Aetiologie pelorischer Blüthenbildungen, S. 30) machte bei seinen Versuchen über die Vererbbarkeit der Pelorien von Leonurus Cardiaca die Erfahrung, dass am Beginn und während der Höhe der Entwicklung die Gipfelblüthen der Sprosse pelorisch waren, während die zuletzt gebildeten Sprosse anderweitig abnorme Blüthen, vielfach Mittelbildungen zwischen zygomorphen und actinomorphen Blüthen entwickelten.

1888.

Scheibe I. Die Pflanzen dieser Scheibe wurden im Spätherbste 1887 vernichtet, weil durch alle Beobachtungsjahre hindurch Blüthen mit Rückschlagserscheinungen nur in spärlicher Zahl auftraten.

Scheibe II. Im Ganzen wurden 102 Blüthen entfaltet, unter denen 25 (d. i. 24,5 %) abnorm waren. 23 dieser Blüthen (22,5 %) waren durch Rückschlagserscheinungen ausgezeichnet, zwei Blüthen anderweitig abnorm. Von den atavistischen Blüthen hatten 21 (91 %) ein Glied, zwei Blüthen (9 %) zwei Glieder des inneren Staminalkreises ausgebildet. Die Pflanzen dieser Scheibe haben immer die Neigung gezeigt, die Glieder des inneren Staubblattkreises in Carpidengestalt auszubilden und diese Tendenz kam auch 1888 in hohem Maasse zum Ausdruck. In elf Blüthen fand sich das überzählige Glied in Gestalt eines vollkommen entwickelten Carpids, eine Blüthe wies sogar zwei solche Glieder auf, eine andere eines in Carpidengestalt, das zweite als Staminodium. Sieben Blüthen enthielten das überzählige Glied in der Form einer Narbe, gleichzeitig aber auch mehr oder minder starke Rudimente von Pollenfächern an derselben. In zwei Blüthen war das Glied staminodial entwickelt, in einer einzigen als Stamen ausgebildet.

Von den beiden anderweitig abnormen Blüthen ist eine als Vorstufe zur Pseudodimerie zu betrachten; es fehlte an ihr nur das unpaare, mediane Blumenblatt. Die zweite Blüthe stellt einen Fall unvollkommener Tetramerie vor, Fig. 14 giebt ihr Diagramm. In der Stellung der Sepalen lässt sich, wie die mit möglichster Genauigkeit abgenommene Winkelmessung ergiebt, eine starke Verschiebung constatiren, der zufolge der Abstand zweier Sepalen einmal von 120° auf 96° vermindert ist, während die beiden anderen Winkel auf 124° und 140° vergrössert sind. Das Petalum, welches zwischen den Sepalis zur Anlage gelangte, die den Abstand von 140° haben, war offenbar den beiden anderen in der Entwicklung

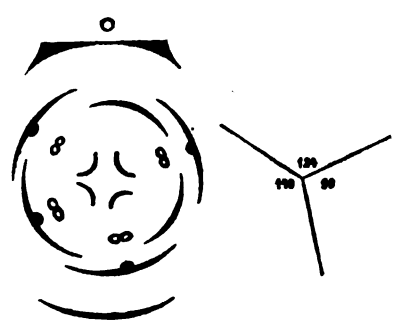


Fig. 14.

vorangeeilt und hat eine stärkere Ausbildung erfahren. Von aussen her zeigte es zwar Petalencharakter, in Folge der in charakteristischer Weise verschmälerten Basis und erschien nur besonders kräftig entwickelt. Da es aber auf der Innenseite einen gut entwickelten Bart trägt, zeigt dieses Phyllom die Charaktere des Petalums und des Sepalums unter einander gemengt. Mit der frühen Anlage und kräftigen Weiterbildung dieses Gliedes war offenbar die vierstrahlige Ausgestaltung der Blüthe im Staubblatt- und Fruchtblattkreis bedingt. Der Blüthe fehlen zu vollständiger Tetramerie nur zwei Petala, deren Ausfall durch die vorhandenen Raumverhältnisse ohne weiteres verständlich erscheint.

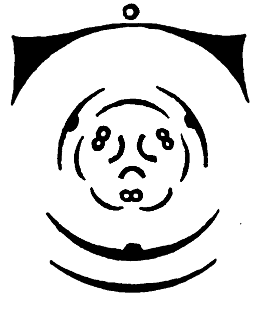
Scheibe III. In der Zeit vom 24. Mai bis 14. Juni kamen 94 Blüthen zur Entfaltung, darunter 39 abnorme (d. i. 41 %). Von diesen zeigten 30 Blüthen (d. i. 32 %) Rückschlag, neun Blüthen waren anderweitig monströs. Unter den atavistischen Blüthen entfielen 27 % auf solche, welche alle drei Glieder des inneren Staubblattkreises, 36 % auf solche, die zwei, und gleichfalls 36 % auf solche, die ein Glied enthielten. Am häufigsten waren die Glieder in Gestalt mehr oder minder vollkommener Staubblätter vorhanden, ziemlich oft in der Form von Staminodien, seltener (fünf Fälle) als Carpiden entwickelt.

Von einer Blüthe, welche alle drei Glieder des inneren Staminalkreises in ziemlich vollkommener Ausgestaltung als Staubblätter besass und die mit dem Pollen einer ähnlichen Blüthe bestäubt worden war, wurde eine Kapsel erzogen. Die Samen dieser wurden zu einem dritten Kulturversuch, über die Vererbung in zweiter Generation verwendet.

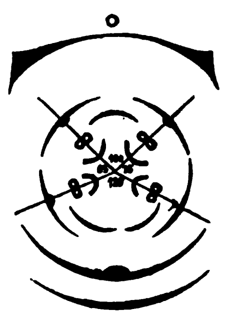
Von den neun anderweitig monströsen Blüthen können zwei als Vorstufen zu pseudodimerer Bildung angesehen werden. Die Blüthen waren bis auf das Fehlen des unpaaren medianen Petalums normal. Sechs Blüthen zeigten eine Abweichung, die mit dem Begriffe „Apostasis" der Teratologen zu bezeichnen ist. Kurz lässt sich der monströse Charakter dieser Blüthen dahin präcisiren: Ein sepalumartiges Phyllom zweigt, isolirt stehend, höher oder tiefer vom Fruchtknoten ab, während die übrigen Phyllome erst in der Entfernung von 1—2 cm folgen. Diese Loslösung eines Sepalums vom höher oben folgenden Wirtel hat offenbar die weiteren abnormen Gestaltungen dieser Blüthen zur Folge. Oefters sind diese Ab-

weichungen so weitgehend, dass eine Erklärung nicht gegeben werden kann, in andern Fällen wieder sind sie sehr instructiv und können auf Grund der deutlich gegebenen Raumverhältnisse gut erläutert werden. Den habituellen Charakter dieser abnormen Blüthen werden die in den Fig. 9, Taf. I und Fig. 4, Taf. II gegebenen Abbildungen wohl veranschaulichen können, während eine Reihe solcher Blüthen an der Hand von Diagrammen besprochen werden soll.

In der Blüthe, deren Gestaltung durch Fig. 15 erläutert wird, stand das isolirte, grosse Sepalum am oberen Dritttheil des Fruchtknotens, oberhalb des Deckblattes[1]). Offenbar entsteht dieses Sepalum sehr früh und folgt auf dessen Anlage ein längerer Stillstand in der Weiterentwicklung der Blüthe. Der Querschnitt der Blüthenanlage wird aber ohne Zweifel durch das grosse, breite Sepalum vergrössert. In unserer Blüthe gelangten nach Aufnahme der Weiterentwicklung die beiden paarigen Sepalen zur Entfaltung. Dann aber kamen, entsprechend den gegebenen Raumverhältnissen an der Vorderseite der Blüthe, an Stelle jedes der paarigen Petala zwei solche zur Anlage und Ausbildung. Staubblätter und Carpiden folgen in normaler Zahl und Stellung.


Fig. 15.

Etwas anders wird der Verlauf der Bildung bei der im Diagramme Fig. 16 dargestellten Blüthe gewesen sein. Das vereinzelte Sepalum war hier noch tiefer, am unteren Dritttheil des Fruchtknotens inserirt. Während aber an der vorgehend besprochenen Blüthe ersichtlich ist, dass sich an das apostatische Sepalum die beiden paarigen so anschlossen, als ob sie alle drei einem einheitlichen Wirtel angehörten, begann in dieser Blüthe bei Wiederaufnahme der Entwicklung die Bildung der Blüthe


Fig. 16.

1) Eine nahezu gleiche Blüthe trat in derselben Scheibe 1885 auf und ist S. 69 besprochen.

sozusagen ganz von vorne. Es kommt so ein einheitlicher Sepalenwirtel zur Bildung, der aber offenbar, entsprechend der Querschnittsverbreiterung der Blüthenanlage (die zu Folge der mächtigen Anlage des apostatischen Sepalums eingetreten war), tetramer ist. Die Vertheilung dieser vier Sepala, deren eines (rechts vorn) einen etwas rudimentären Bart hatte, ist so vor sich gegangen, dass der Winkelabstand der zwei hinteren 100°, der der vorderen 120°, der Winkelabstand zwischen einem vorderen und einem hinteren Sepalum, einerseits 65, andererseits 75 Grade betrug. Während der tetramere Aufbau in den Phyllomkreisen, deren Glieder den Sepalen anteponirt stehen, consequent weiter durchgeführt erscheint, ist derselbe im Petalenkreis unterbrochen. Es fehlen die Petala rechts und links, wohl deshalb, weil die Abstände der Sepalen und der diesen anteponirten Staubblätter zu deren Anlage oder Ausbildung keinen Raum liessen. Es findet sich aber ein Petalum hinten und vorne sogar zwei, entsprechend den günstigen Raumverhältnissen an diesen Orten.



Fig. 17.

Die Blüthe, welche im Diagramme Fig. 17 dargestellt wird, schliesst an jene in Fig. 16 unmittelbar an. Auch hier folgt auf das vereinzelte Sepalum ein tetramerer äusserer Perigonkreis. Die Tetramerie wird im Staubblattkreis noch fortgesetzt, doch waren die Anlagen der hinteren Staubblätter so genähert, dass Verwachsung derselben eintrat. In der Blüthe fand sich hinten ein verbreitertes Filament, auf dem zwei, grösstentheils frei entwickelte Antheren standen. In Consequenz der Verhältnisse im Staminalkreis tritt im Fruchtblattkreis Trimerie ein, das Doppelstamen wird von einer einzigen Narbe gedeckt. Die Stellung der drei Carpiden ist aber, gegenüber jener der Fruchtblätter in normalen Blüthen, entgegengesetzt. Der Petalenwirtel weist nur zwei Glieder auf, die dort stehen, wo der Abstand der Sepala zur Entstehung von Blumenblattanlagen Raum liess.

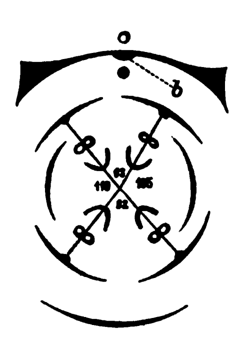


Fig. 18.

In die Reihe der drei letzt erörterten Blüthen kann auch die

im Diagramm Fig. 18 wiedergegebene einbezogen werden, obschon sehr wesentliche Differenzen in der Ausbildung vorhanden sind. Hier hatte das adossirte Vorblatt theilweise den Charakter eines Sepalums angenommen, was im Diagramm durch die angedeutete Bartbildung (b) ausgedrückt sein soll. Es hatte das Aussehen eines etwas kümmerlich entwickelten äusseren Perigonblattes; der basale Theil und der Bart auf demselben war kräftig gebildet, rechts und links der fleischigen, grünen, medianen Partie fanden sich violett gefärbte Laminartheile. Der obere Theil des Blattes aber war wenig ausgebildet und weit kleiner als an normalen Sepalis. Dass dieses Blatt wirklich dem adossirten, zweikieligen Vorblatt entspricht, ging auch daraus hervor, dass in seiner Achsel eine verkümmerte Blüthenknospe sich vorfand. Zwei weitere Blüthen zeigten gleichfalls Apostasis eines Sepalums, waren nebstbei aber stark verkrüppelt, so dass ein klarer Einblick in die Vorgänge, welche zu ihrer Ausbildung führten, nicht gewonnen werden konnte. Bei einer derselben war das apostatische Sepalum einseitig mit dem Fruchtknoten und der Perigonröhre verwachsen, und diese stand nahezu im rechten Winkel gegen ersteren abgebogen.

1889.

Wegen meiner Uebersiedelung nach Innsbruck und des knapp vor der Blüthezeit erfolgten Transportes der Iriskulturen entfielen in diesem Jahre die Beobachtungen. Auch im Folgenden sind die ungünstigen Wirkungen der Uebersiedelung aus der geringen Blüthenproduction entnehmbar.

1890.

Scheibe II. 32 Blüthen wurden entwickelt und zwar: 21 normale und 11 (d. i. über 34 %) abnorme. Unter diesen zeigten neun (28 %) Rückschlag, zwei waren anderweitig abnorm. Eine der letzteren war vollständig tetramer, die zweite war pseudodimer, zeigte die Pseudodimerie in ihrer vollständigsten Ausbildung.

Von den neun atavistischen Blüthen hatte eine zwei Glieder des inneren Staminalkreises in staminodialer Ausbildung, die übrigen acht wiesen nur ein Glied dieses Kreises auf. Seiner Ausbildung nach waren diese Glieder: in einem Falle ein vollkommenes Staubblatt, in einem zweiten Falle ein Staminodium, in sechs Fällen ein

Carpid. In zwei Fällen fand sich unter dem vierten Carpid noch ein weiteres Glied, das einemal ein Staminodium, des anderemal ein Staubblatt. Die Blüthe, welche dieses besass, zeigte noch die Abweichung, dass an Stelle eines Petalums auf dem Radius, wo das überzählige Stamen und das überzählige Carpid standen, zwei Petala vorhanden waren, deren eines etwas stärker ausgebildet war und einen rudimentären Bart trug. Aehnliche Blüthen sind aus der gleichen Scheibe S. 66 und 68 erwähnt. Eine detaillirte Erörterung sollen sie erst bei Besprechung der Blüthen des Stammstockes aus dem Jahre 1888 finden.

Scheibe III. 61 Blüthen, davon 24, also über 39 %, abnorm. Atavistisch nur 11 Blüthen (18 %), die übrigen anderweitig monströs.

Unter den elf atavistischen Blüthen waren in einer drei Glieder, in vier Blüthen zwei, in sechs Blüthen ein Glied des inneren Staubblattkreises vorhanden. Ihrer Ausbildung nach waren diese Glieder in sechs Fällen carpidenartig und in vier Fällen staminodial gestaltet; nur in einer Blüthe fand sich neben einem staminodial entwickelten Gliede auch eines in Gestalt eines normalen Staubblattes. In einer Blüthe war das in Folge Rückschlages gebildete Glied serial dedoublirt in ein Staminodium und ein dasselbe deckendes Carpid (Narbe).

Grösseres Interesse verdient eine der atavistischen Blüthen. Sie war dimer gebaut, besass aber auch die Glieder des inneren Staminalkreises. Ein solcher Fall dimerer Blüthenbildung (der in derselben Scheibe auftrat) wurde schon S. 71 (Fig. 4) erwähnt, ein weiterer kommt noch bei Besprechung des Stammstockes zur Nennung. Während in diesen Blüthen die Glieder des inneren Staminalkreises als Staubblätter entwickelt waren, zeigte die dimere Blüthe, welche in Scheibe III 1890 zur Entwicklung gelangte, die Glieder des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt. Die so häufige Ausbildung der Glieder des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt tritt bei den Pflanzen der Scheibe III während der Blühperiode 1890 überhaupt auffallend hervor. Die Blüthen dieser Scheibe zeigten bisher die in Folge Rückschlages erscheinenden Glieder vorwiegend in staminodialer Gestalt, oder in der vollkommener, mehr oder minder ausgebildeter Staubblätter. Carpidenartige Bildung war Ausnahme. Bis 1887 wurde

vollständig carpidenartige Entwicklung dieser Glieder hier nicht beobachtet. 1887 waren unter 58 atavistischen Blüthen drei bis vier solche, wo die überzähligen Glieder Carpidengestalt hatten; 1888 unter dreissig atavistischen Blüthen fünf. *Unter den elf atavistischen Blüthen von 1890 waren aber in sechsen jene Glieder in Gestalt von Carpellen entwickelt.* Diese Erscheinung ist, wie gesagt, auffallend, und man ist versucht, sie als durch äussere Einflüsse hervorgerufen anzusehen. Ich meine dies so: Die Ausbildung von Phyllomen in den Blüthen unserer Irisstöcke, dort wo die Glieder des theoretisch geforderten, inneren Staminalkreises zu stehen haben, ist eine Erscheinung, die auf inneren Ursachen beruht, aber die Form des Phylloms, ob es ein Stamen, ein Carpid oder ein Staminodium wird, könnte und dürfte wohl von den äusseren Lebensbedingungen abhängen[1]. Diese Auffassung wird durch die Thatsache, dass die Pflanzen 1889 von Graz nach Innsbruck übersiedelten und damit den doch einigermaassen verschiedenen Verhältnissen des Standortes ausgesetzt wurden und ferner auf der Höhe der Vegetation einer starken Störung ausgesetzt gewesen waren, gestützt.

Auch in Scheibe II waren in den atavistischen Blüthen die erscheinenden Glieder vorwiegend in Carpidengestalt aufgetreten. Für die Pflanzen dieser Scheibe ist dies aber weniger auffallend, sowohl mit Rücksicht auf ihre Abstammung, als auch mit Rücksicht darauf, dass dieselben schon in den Vorjahren bei einem beträchtlichen Procentsatz der atavistischen Blüthen die zur Ausbildung gelangenden Glieder des inneren Staminalkreises in carpidenartiger Gestaltung enthielten.

---

1) Im Wesen stehe ich so wie Göbel (Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen, Pringsheim's Jahrb. Bd. XVII. S. 269) auf dem Standpunkte der Sachs'schen Theorie, welche sagt, „dass die Form der Pflanzenorgane nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei, dass also den morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenorgane Verschiedenheiten der materiellen Substanz zu Grunde liegen" (Göbel l. c.). Das Prävaliren der einen oder der anderen Substanz, sagen wir, der an der Bildung der Fruchtblätter betheiligten bewirkt, dass die in Folge Rückschlages auftretenden, zunächst undifferenzirten Phyllomanlagen zu Carpiden werden. Das Prävaliren und überhaupt die Bildung der betreffenden Substanz denke ich mir nun wenigstens theilweise von äusseren Ursachen (Ernährung, Beleuchtung, Temperatur etc.) abhängig.

Verhältnismässig hoch erscheint im Jahre 1890 die Zahl der anderweitig abnormen Blüthen, welche in Scheibe III auftraten. Sie umfassen 21 % der Blüthen[1]).

Die Bildungen, welche da vorkamen, fanden sich zum Theil auch in den Vorjahren, zum Theil tragen sie den Charakter weitgehender Monstrosität und Verkrüppelung und ist für diese Fälle möglicherweise eine schädigende Nachwirkung der im Jahre 1889 erfolgten Uebersiedelung der Pflanzen von Graz nach Innsbruck mit in Rechnung zu ziehen. Kurz will ich die abweichenden Bildungen anführen. Zwei Blüthen waren, bis auf den Ausfall je eines Petalums, tetramer gebaut. Eine dritte Blüthe resultirte offenbar auch aus tetramerer Anlage, zeigte aber Verhältnisse im Aufbau, welche berechtigen, sie, in Analogie mit den pseudodimeren Blüthen, als pseudotrimer zu bezeichnen. Fig. 19 giebt ihr Diagramm. Das nach hinten fallende unpaare Sepalum ist doppelwerthig und aus der Verwachsung zweier genäherter Sepala entstanden. An den zwei gesonderten Bärten ist dies leicht erkennbar, auch stehen zwei, allerdings sehr genäherte aber freie Stamina vor diesen Sepalis. Petalum ist nur eines vorn entwickelt. Die genäherten Stamina hinten werden ferner von einer einzigen Narbe gedeckt. Im Carpidenwirtel tritt also schon Trimerie ein, doch ist die Orientirung der Narben gerade entgegengesetzt derjenigen in echt trimeren Blüthen[2]). Bemerkenswerth ist ferner das im Diagramme mit dem Pfeil bezeichnete, dem Vorblatt gegenüber liegende Phyllom, welches halb sepaloid, halb häutig vorblattartig entwickelt war. In der Achsel desselben, sowie in der des normalen Vorblattes stand je eine verkümmerte Blüthenanlage. Was ist nun dieses halb sepaloide, halb vorblattartige Phyllom? Ich meine, dass jene

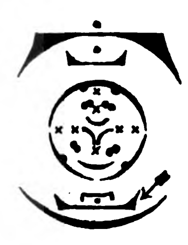


Fig. 19.

1) Der Procentsatz der anderweitig abnormen Blüthen war in den Vorjahren in Scheibe III beträchtlich geringer. So: 1888 9 %; 1887 12 %; 1886 2,4 %; 1885 2 %.

2) Die Stellung der Narben ist indessen in Blüthen, welche aus tetramerer Anlage zur Trimerie übergehen, natürlich nicht immer diese wie in dem oben erörterten Falle und hat deshalb keinen Werth für die Diagnostik. Im Diagramm Fig. 6 liegt auch tetramerer Aufbau mit Uebergang in trimeren vor, wobei aber die Stellung der drei Carpiden jener derselben in normalen Blüthen vollkommen entspricht.

Fälle von Apostasis eines Kelchblattes Aufschluss geben, wie solche bereits mehrfach vorangehend beschrieben wurden (vergl. S. 83 ff.) und die auch in diesem Jahre an dem Stocke in ähnlicher Ausbildung vorkamen. Wahrscheinlich hat die Blüthenanlage schon im Herbste den Anlauf zur Bildung des Kelchwirtels genommen, der aber durch irgendwelche Verhältnisse (Temperatur!) bald sistirt wurde. Die Anlage des wohl vorangeeilten, unpaaren Sepalums dürfte aber schon zu weit gediehen sein, um zu obliteriren, und während nach einer grösseren Ruhepause, wahrscheinlich erst im Frühjahre, die Bildung der Blüthe und zwar gewissermassen von Neuem begann (wobei tetramerer Aufbau versucht erscheint) entwickelte sich das vorangeeilte unpaare Sepalum dann zu einem zweiten, dem normalen entgegengesetzten Vorblatt, das in seiner Achsel auch einen Spross anlegte.

Eine weitere Blüthe zeigte Apostasis eines Sepalums und entsprach nahezu vollends der im Diagramm Fig. 15 dargestellten. Zwei Blüthen waren der Zahl und Orientirung der Phyllome nach normal, zeigten aber Apostasis eines Sepalums nur andeutungsweise. Es stand dieses Kelchblatt nur um geringes tiefer inserirt als die beiden andern, und in entsprechender Weise war auch das anteponirte Staubblatt nach aussen gerückt[1]).

Zwei Blüthen erwiesen sich als Vorstufen zur Pseudodimerie, eine war echt dimer, zwei andere wieder waren in ganz untergeordneter Weise metaschematisch. Die eine zeigte den Ausfall eines Petalums, in der zweiten war ein Stamen theilweise petaloid. Die letzten zwei Blüthen endlich zeigten weitgehende Abweichungen. Die eine hatte ein krüppelhaftes Aussehen und war theilweise mit der benachbarten Blüthe verwachsen. Es fanden sich in ihr drei Sepala, vier Petala, zwei Stamina und zwei Carpiden. Die andere

1) Die Verhältnisse liegen hier ähnlich denen, wie sie Göbel für gefüllte Tulpen (Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen, Pringsheim's Jahrb. Bd. XVII. S. 267) beschreibt. „Der Beginn dieser Unregelmässigkeit ist vielleicht in der wiederholt beobachteten Thatsache zu suchen, dass auch wo die dreizähligen Quirle noch vorhanden sind, die Glieder derselben ungleichzeitig angelegt werden.“ Steigert sich die Ungleichzeitigkeit in der Anlage der Glieder im Sepalenwirtel bei unseren Irisblüthen, so resultiren die scharf ausgesprochenen Fälle von Apostasis; die monströsen Blüthen lassen dann meist noch klaren Einblick in den Bildungsgang, werden aber auch öfters in ihren Bauverhältnissen so verworren, dass man ihre Entstehungsweise sich kaum veranschaulichen kann.

stellt wohl eine Synanthie zweier Blüthen vor. Sie hatte fünf Sepala, fünf Petala, sechs Stamina, sechs vollkommen entwickelte Carpiden (Narben) und ein zwischen diese eingeschobenes narbenartiges Gebilde. Die Synanthie war in der Blüthe zunächst nicht hervortretend. Doch spricht sehr im Sinne einer solchen der in Fig. 8, Taf. II abgebildete Fruchtknoten-Querschnitt. Derselbe war im basalen Theile durch zwei gegenüberliegende Furchen (wovon am höheren Querschnitte der Abbildung erst die eine mit dem Pfeil bezeichnete hervortritt) eingeschnürt, und unterhalb des Fruchtknotens fand sich eine solche Einschnürung auch auf dem kurzen Blüthenstiel[1]).

2. Vererbung in zweiter Generation.

a) Erste Versuchskultur.

Im Jahre 1885 wurde in Scheibe III der Kulturen eine reife Kapsel von einer atavistischen Blüthe erzielt. Wie S. 69 erwähnt wurde, gelangten damals in jener Scheibe sieben atavistische Blüthen zur Entfaltung, jede nur ein staminodial entwickeltes Glied des inneren Staubblattkreises enthaltend. Von einer dieser Blüthen, welche den Rückschlag also in geringerem Grade zu Tage treten liess, wurde die oben bezeichnete Kapsel gewonnen. Fünfzehn Samen aus derselben, welche zusammen 0,745 g wogen wurden im Winter 1885/86 in einem Topfe angebaut. Im Sommer 1886 gingen einige Pflanzen auf, die zusammen in eine Scheibe ins freie Land gesetzt wurden und im Folgenden als „Scheibe IV" bezeichnet werden. Im Sommer 1888 erst kamen die Pflanzen derselben zur Blüthe.

1888.

Scheibe IV. Von fünf zur Entfaltung gelangten Blüthen zeigten drei (d. i. 60 %) Rückschlagserscheinungen, zwei Blüthen

1) Die Furche am Blüthenstiel scheint mir für die Auffassung, dass hier Synanthie vorlag, entscheidend. Uebrigens soll auch auf die Angabe Göbel's (Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen, p. 259) hingewiesen sein, der für Solanum Lycopersicum erwähnt, dass sich in hochgradig pleiomeren Blüthen die Carpelle in mehrere gesonderte Centren ordnen, wodurch bei der Fruchtbildung Synanthie vorgetäuscht wird.

waren normal. Alle drei atavistischen Blüthen hatten je ein Glied des inneren Staminalkreises entwickelt, zeigten also in diesem ersten Jahre den Rückschlag ungefähr in demselben Maasse wie er an der Blüthe hervortrat, deren Samen zum Culturversuche gewonnen wurden.

In der ersten Blüthe war das überzählige Glied von zwitteriger Beschaffenheit, halb Stamen, halb Carpid; es war mit einem Staubblatt des äusseren Kreises seitlich verwachsen. Ausserdem waren in dieser Blüthe zwei Perigonblätter des inneren Kreises durch rudimentäre Bartbildung ausgezeichnet. In der zweiten Blüthe war das atavistische Glied in der Form eines schwachen Staminodiums, in der dritten in der eines stärkeren Staminodiums mit ansehnlichen Pollenfachrudimenten ausgebildet. Diese Blüthe wurde mit Pollen aus einer atavistischen Blüthe der Scheibe III, welche alle drei Glieder des inneren Staminalkreises in petaloid-staminodialer Gestaltung enthielt, bestäubt und daraus in der That eine Kapsel gewonnen, deren Samen zu einer Versuchskultur über die Vererbung in dritter Generation verwendet werden sollen.

1889.

Scheibe IV. Da Ende Mai in Folge meiner Uebersiedelung nach Innsbruck auch die dem Blühen nahen Pflanzen von Graz nach Innsbruck versandt wurden, erfolgte natürlich eine Unterbrechung der Beobachtungen.

1890.

Scheibe IV. Es kamen neun Blüthen zur Entwicklung, davon fünf abnorme und zwar vier (d. i. über 44 %) atavistische. Gegenüber 1888 hat der Procentsatz der atavistischen Blüthen etwas abgenommen, hingegen waren die Rückschlagserscheinungen selbst gesteigert. Die „Mutterblüthe" und die Blüthen von 1888 zeigten nur ein Glied des inneren Staubblattkreises; im Jahre 1890 waren in einer Blüthe alle drei Glieder und zwar in der Form gut ausgebildeter Staubblätter vorhanden. Eine zweite Blüthe wies zwei Glieder auf: das eine war petaloid-narbenartig, das andere in Gestalt eines Staubblattes. Zwei Blüthen enthielten je ein Glied des

inneren Staminalkreises. In dem einen Falle war dieses Glied lateral dedoublirt, beide Theile hatten das Aussehen schwächlich entwickelter Narben. Im andern Falle war das Glied einfach, zeigte aber in einer bisher noch nicht beobachteten Weise Staubblatt- und Carpidencharakter gemengt (Fig. 2, Taf. II). Man sieht einen, wohl dem Filament des Staubblattes entsprechenden Stiel, erkennt oberhalb desselben die Hälften der Anthere, höher oben aber geht die Anthere in eine narbenartige Bildung über; an einer Seite zweigt ein schmaler, petaloider Zipfel ab. Ein anderes derartiges Phyllom, mit gemengten Staubblatt- und Carpidencharakteren wurde schon vorausgehend beschrieben und sei hier nochmals auf Fig. 5, Taf. I verwiesen.

Die nicht atavistische, anderweitig abnorme Blüthe stellt einen instructiven Fall unvollkommener Tetramerie vor. Vergleicht man das in Fig. 20 gegebene Diagramm, so sieht man, dass die Blüthe vier Sepala, drei Petala, vier Stamina, jedoch zwei dieser zu einem Doppelstamen verwachsen, und endlich zwei quergestellte Carpiden besass. Zwei der Sepalen sind besonders genähert, so dass sie nur einen Winkel von 72° mit einander einschliessen, während die übrigen Sepalen Winkelabstände von 97, 96 u. 95 Bogengraden zeigen. Zwischen den Sepalen mit dem verkleinerten Winkel kamen die bei der Entwicklung der Blüthe normaler Weise folgenden Stamina des äusseren Kreises zur Verwachsung. In der ausgebildeten Blüthe stand hier ein Doppelstamen, auf einfachem Filament zwei Antheren; doch auch diese bis zum letzten spitzensichtigen Drittel verwachsen. Dass für ein, den Antheren in der Entwicklung nachfolgendes Petalum an diesem Orte kein Raum blieb, ist erklärlich, und ebenso verständlich ist das Auftreten einer einfachen Narbe in Anteposition mit dem Doppelstamen. Befremdender ist, dass nicht je eine Narbe den beiden freien Staubblättern anteponirt zu finden war. Ob eine Anlage hier zurückblieb, oder ob die vorhandene Narbe aus der Verwachsung zweier Anlagen entstand, oder ob von allem Anfang an nur ein Glied angelegt wurde, wäre viel-

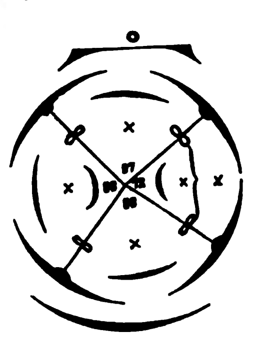


Fig. 20.

leicht nachweisbar gewesen, doch wurde eine eingehendere, daraufhin gerichtete Untersuchung nicht gemacht.

b) Zweite Versuchskultur.

Im Jahre 1886 erzielte ich in Scheibe III der Vererbungskulturen (vergl. S. 72) eine Frucht von einer Blüthe, welche alle drei Glieder des inneren Staminalkreises in staminodialer mehr oder minder staubblattartiger Ausbildung enthalten hatte. Dieselbe war durch den Pollen einer gleichartigen Blüthe desselben Stockes bestäubt worden. Die Kapsel enthielt nur 22 Samen, fünfzehn derselben, welche 1,03 g wogen, wurden am 10. März 1887 ausgesäet. Die aufgegangenen Pflanzen wurden diesmal nicht in einer Scheibe vereinigt, sondern jede für sich gepflanzt. Der Versuch sollte in erster Linie zeigen, wie weit die Vererbung des Rückschlages nach Individuen schwankt. Auf diese Fragestellung ist es zur Zeit noch nicht möglich Antwort zu geben. Im Sommer 1889 hätten die Pflanzen blühen sollen, allein die knapp vor dem Blühen erfolgte Uebertransportirung nach Innsbruck hat für das angegebene Jahr die Beobachtung unmöglich gemacht. Die ungünstige Wirkung der Uebersiedelung blieb auch 1890 noch merkbar, denn es gelangte ein einziges Individuum zum Blühen.

Hier habe ich von der Kultur nur insoweit Notiz zu nehmen, als sie zeigte, dass wieder Vererbung des Rückschlages eintrat. Von den vier Blüthen waren zwei normal, eine abnorm ohne Atavismus, eine atavistisch. In dieser war ein Glied des inneren Staminalkreises vorhanden, als Stamen entwickelt und theilweise verwachsen mit einem Stamen des äusseren Kreises. Procentisch ausgedrückt zeigten 25 % der Blüthen den Rückschlag.

Die anderweitig abnorme Blüthe gehört zu den pseudodimeren und soll, da sie besonders lehrrreiche Verhältnisse zeigte, als Beispiel später besprochen werden. Pseudodimerie und respective Vorstufen solcher kamen in Scheibe III der Vererbungskulturen erster Generation, von der die hier besprochene Pflanze abstammt, ebenfalls häufig vor.

Ehe aus den im Voranstehenden dargelegten Resultaten der Vererbungsversuche weitere Schlüsse gezogen werden, sollen nun noch

die hauptsächlichsten Momente aus dem Verhalten des Stammstockes seit dem Beginn der Beobachtung, 1878 bis inclusive 1888, dargestellt werden, weil es sich empfehlen wird, auch die hier gewonnenen Ergebnisse mit in Betracht zu ziehen[1]).

III. Das Verhalten des Stammstockes während der Beobachtungsjahre.

Das Vorkommen der Glieder des inneren Staubblattkreises wurde in einem grösseren oder geringeren Procentsatz der Blüthen in jedem Jahre festgestellt. Während der elfjährigen Beobachtungsperiode unterblieb eine Controle des Stockes nur 1883 ob meiner Abwesenheit von Graz. Es ist aber wohl die Annahme gerechtfertigt, dass sich der Stock auch in dem Jahre so verhalten habe, wie in den übrigen zehn. Die interessanteren Blüthen aus den Jahren 1878 und 1879 sind in den Mittheilungen 1 und 2, ebenso die bemerkenswertheren Beobachtungen aus den Jahren 1880, 1881 und 1882 in den Mittheilungen 4 und 5[2]) besprochen. Leider habe ich erst 1887 ein ausführliches Tagebuch über das Verhalten des Stammstockes zu führen begonnen, da mir die Ergebnisse der Vererbungskulturen den Werth vollkommen verlässlicher Daten nahe legten. Bis zu dem erwähnten Zeitpunkte habe ich jedes Jahr nur die bemerkenswerthesten Vorkommnisse und den Procentsatz der atavistischen Blüthen nach beiläufiger Schätzung notirt. Trotz des erwähnten Mangels kann aber doch mit aller Sicherheit gesagt werden, dass rücksichtlich des Procentsatzes, in dem die atavistischen Blüthen an dem Stocke auftraten, ein starkes Schwanken hervorgetreten ist. Es wird dieser Ausspruch auch durch die sicheren Zahlen, welche von den Vererbungskulturen vorliegen, gestützt. Die folgende Tabelle soll dieses Schwanken im Grade der Rückschlagserscheinungen, nach den einzelnen Jahren zum Ausdruck bringen.

---

1) Die Beobachtungen am Stammstocke schliessen 1888 ab, da ich denselben im botanischen Garten zu Graz zurücklassen musste.

2) Vergl. die Anmerkung S. 22.

Jahr	Procentzahl der atavistischen Blüthen	
1878	70	nach beiläufiger, jährlicher Schätzung.
1879	10	
1880	30	
1881	10	
1882	30	
1883	keine Beobachtung.	
1884	20	
1885	10	
1886	10	
1887	17	nach genauer Berechnung.
1888	23	

Ich hebe nun die bemerkenswerthesten Erscheinungen am Stocke nach der Folge der Jahre von 1884 an hervor, wobei die Jahre 1887 und 1888 entsprechend dem ausführlichen vorhandenen Tagebuche am eingehendsten behandelt erscheinen werden.

1884.

Es gelangt das erstemal eine Blüthe mit zwei vollzähligen Wirteln von Carpiden zur Beobachtung. Die Glieder des äusseren Quirls standen deutlich an Stelle der Glieder des theoretisch geforderten inneren Staminalkreises. Fig. 21 giebt das Diagramm der, im übrigen vollständig normalen Blüthe. Ob beide Fruchtblattwirtel zur Fachbildung gelangten (was sehr zu vermuthen ist) wurde nicht untersucht, weil die Blüthe zum Zwecke der Samenerzielung am Stocke belassen wurde; indess erfolgte leider keine Fruchtbildung. Auch mehrere andere Blüthen zeigten Glieder des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt und eine dieser Blüthen, welche fünf Narben besass, gelangte auch zur Fruchtbildung. Betrachtet man die Kapsel, welche Fig. 2, Taf. I zeigt, so glaubt man zunächst, dass sie nur dreifächerig sei. Ein genaueres Ansehen lässt uns jedoch, bei f in der Figur, ein eingeschobenes



Fig. 21.

viertes Fach erkennen, das allerdings sehr klein ist und nur einen gut ausgebildeten Samen enthält. Doch auch das fünfte Carpid, welches die Blüthe besass, ist am Fruchtknoten nachweisbar. Es wird durch den mit k bezeichnet Kaenm repräsentirt, welcher ein ganz rudimentär gebliebenes, fünftes Fach andeutet. Wir sehen also, dass die überzähligen Carpiden bald zur Bildung wohl ausgebildeter Fächer gelangen können (vergl. S. 64 und Fig. 1, Taf. I) bald nur rudimentäre Fächer erzeugen oder auch gar nicht zur Fachbildung gelangen. Die Extreme sind durch alle möglichen Uebergangsstufen überbrückt und man sieht schon an den Querschnittsserien, welche durch die Fruchtknoten von Blüthen gemacht werden, die eine Ueberzahl von Carpiden aufweisen, wie bald diesen Carpiden entsprechende Fächer nur im obersten Theil des Fruchtknotens vorhanden sind, wie sie andernfalls tiefer und tiefer hinab verfolgbar sind, wie sie aber (bei Iris pallida allerdings nur ganz ausnahmsweise) im Fruchtknoten auch durch gar keine Fachbildung angedeutet sein können. Die Entscheidung darüber, ob Fachbildung eintritt oder nicht, dürfte aber wesentlich von der tieferen oder höheren Insertion dieser, an Stelle der Stamina des inneren Kreises auftretenden Carpiden abhängen.

1885.

Keine erwähnenswerthen Vorkommnisse.

1886.

Es kamen im Ganzen nur zehn atavistische Blüthen vor und auch die überzähligen Glieder dieser Blüthen waren relativ wenig ausgebildet. In zwei Fällen war ein Glied als Carpid entwickelt; in Gestalt eines Staubblattes fand sich kein Glied, die meisten waren staminodialen Charakters. Im Ganzen also: bedeutendes Zurücktreten der Rückschlagserscheinungen. Ja, es ist wahrscheinlich, dass die Zahl der atavistischen Blüthen in diesem Jahre nicht einmal 10 % betrug, die S. 95 gegebene Tabelle sonach eine zu hohe Zahl angiebt.

1887.

Es gelangten in der Zeit vom 31. Mai bis 16. Juni 155 Blüthen zur Entfaltung, wovon 127 normal, 28 (d. i. 18 %)

abnorm gestaltet waren. Unter den abnormen Blüthen zeigten 27 (d. i. über 17 %) Rückschlagserscheinungen, eine anderweitige Abweichungen. Die überzähligen Glieder in den atavistischen Blüthen waren vorherrschend staminodial, häufig in Carpidengestalt, seltener in der Gestalt mehr oder minder gut ausgebildeter Staubblätter und bald in Ein-, bald in Zweizahl, öfters auch alle drei vorhanden. Hervorzuheben ist die Blüthe, die in Fig. 3, Taf. II wiedergegeben wird. Sie enthält alle drei Glieder des inneren Staubblattkreises in der Form von vollkommen ausgebildeten Fruchtblättern; die Blüthe zeigt uns daher sechs Narben. Sie entspricht ganz, bis auf eine kleine, später zu erwähnende Abweichung, der S. 95 im Diagramme Fig. 21 dargestellten Blüthe aus dem Jahre 1884. Durch die Umbildung der Glieder des inneren Staminalkreises in Carpiden, wodurch ein äusserer Kreis von Narben erscheint, gewinnt die Blüthe einen sehr hervortretenden Charakter, der in seiner Art an Füllung der Blüthe gemahnt[1]). Es ist kaum zweifelhaft, dass sich aus solchen Blüthen für die Gärtnerei eine schöne Rasse mit verhältnissmässig geringer Mühe heranzüchten liesse. Bemerkenswerth ist es hierbei, dass diese Rasse, ausgezeichnet durch den Besitz zweier Carpidenkreise, eigentlich von den der Gattung Iris zukommenden Diagnosenmerkmalen, ja selbst von denen der Familie der Irideen und der ganzen Reihe der Liliifloren[2]) so weit unterschieden wäre, dass man ohne Kenntniss des Zustandekommens solcher Blüthen, wenn man z. B. in einem wenig durchforschten Florengebiet einen Pflanzenstock, der nur derartige Blüthen trüge, auffinden würde, zur Schaffung einer neuen Gattung und Familie schreiten müsste[3]).

---

1) Im Sinne Hildebrand's (Ueber die Zunahme des Schauapparates bei den Blüthen, Pringsheim's Jahrb. Bd. 17. p. 623), der vorschlägt „auch in der Wissenschaft alle diejenigen Pflanzen gefüllt blüthig zu nennen, bei denen der Schauapparat in irgend einer Weise vermehrt wird“ fallen auch unsere Irisblüthen mit den überzähligen Narben unter die gefüllten Blüthen.

2) Das Diagramm Fig. 21 entspricht dem Diagramm der weiblichen Blüthe von Hydrocharis morsus ranae, wenn wir uns in dieser die Staminodien, wie dies ja ausnahmsweise vorkommt, durch fertile Staubblätter ersetzt denken.

3) Derartige, vom Typus so weit abseits stehende Abweichungen im Blüthenaufbau kommen öfters vor. Nägeli (Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, S. 280) sagt: „Der Sprung in der individuellen Veränderung bei der Rassenbildung kann so gross sein, dass die Merkmale der neuen Rasse bei verwandten natürlichen Sippen eine Art oder eine Gattung, sogar eine Ordnung

Und das Gleiche gilt noch in erhöhtem Maasse für die demnächst zu besprechenden Blüthenbildungen, wo Glieder eines scheinbar sechsten Quirls zur Ausbildung gelangen (vergl. Fig. 23 a, b, d).

Wie aus Fig. 3, Taf. II ersichtlich ist, zeigt diese Blüthe auch die Abweichung, dass rechts zwischen zwei Sepala an Stelle eines Petalums zwei Petala eingeschaltet sind: Diese Bildung ist möglicherweise auf das Dedoublement einer einfachen Anlage zurückzuführen und wurde an den Blüthen dieses Irisstockes mehrfach beobachtet. Ich komme darauf noch später zurück.

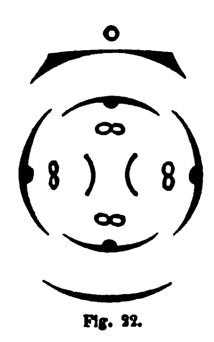


Fig. 22.

Ein erhöhtes Interesse bietet noch die Blüthe, deren Diagramm Fig. 22 giebt. Es ist eine echt dimere Blüthe, bei der aber interessanter Weise auch der innere Staubblattkreis in Form zweier gut ausgebildeter Staubblätter vorhanden ist. Allerdings sind überdies die Glieder des inneren Perigons mit einem Barte versehen. Der dadurch hervorgerufene sepaloide Charakter ist aber mit petaloidem insoweit vermengt, als die Basen dieser Phyllome nach Art der Petala verschmälert waren. Die Bartbildung war an dem der Achse zugekehrten Blatte weniger mächtig als an dem gegenüberliegenden, und überhaupt

oder eine Klasse charakterisiren würden. Als Beispiel für einen sehr grossen Sprung nenne ich die Metamorphose, welche bei der gewöhnlichen Unkrautpflanze Capsella Bursa pastoris und bei einigen anderen Cruciferen (Iberis semperflorens, Matthiola annua, Cardamine pratensis) beobachtet worden ist. Die normale Blüthe verwandelt sich in eine apetale mit zehn Staubgefässen. Dies ist ein Sprung, der zu vollkommener Constanz gelangt, den Uebergang in eine andere Klasse bedeuten könnte!" Einen anderen solchen Fall führt Darwin (Das Variiren der Thiere und Pflanzen, Cap. X) an. Eine Begonia hybrida erzeugte in Kew ausser gewöhnlichen Blüthen andere, welche allmählich bis in einen vollkommenen hermaphroditischen Bau übergingen, und in diesen Blüthen war das Perianth unterständig. Darwin sagt: „um zu zeigen, welche Bedeutung diese Modification vom Gesichtspunkte der Classification hat, will ich anführen, was Prof. Harvey sagt, nämlich dass, „wenn dies im Naturzustande eingetreten wäre und ein Botaniker eine Pflanze mit solchen Blüthen gesammelt hätte, er sie nicht bloss in ein von Begonia verschiedenes Genus gebracht haben, sondern sie wahrscheinlich als Typus einer neuen natürlichen Ordnung angesehen haben würde." Auch Hofmeister (Allgemeine Morphologie der Gewächse, p. 563) äussert sich in Betreff der weitgehenden Abweichungen, welche bei manchen Pflanzen gelegentlich gefunden werden, in ähnlicher Weise. Der hier besprochene Fall von Iris ist offenbar den von Nägeli und Darwin herangezogenen Beispielen analog.

erreichte sie von der Basis nach aufwärts kaum die halbe Längenausdehnung des an den Sepalen vorhandenen Bartes (bezüglich dimerer Blüthen mit Gliedern des inneren Staubblattkreises vergl. auch S. 71 und 86).

1888.

Der Stock entwickelte zwischen 24. Mai und 8. Juni 142 Blüthen, darunter 37 (d. i. 26 %) abnorm gestaltete. Von diesen zeigten 33, also 23 % aller Blüthen, Rückschlagserscheinungen, vier Blüthen waren anderweitig abnorm. Von den 33 atavistischen Blüthen hatten 16 (43 %) ein Glied, 10 Blüthen (30 %) zwei Glieder, 7 Blüthen (27 %) alle drei Glieder des inneren Staubblattkreises entwickelt. Was die Form anbetrifft, in welcher diese Glieder zur Ausbildung gelangten, ist zu bemerken, dass staminodiale Gestaltung etwas überwog, im übrigen dieselben ziemlich gleich häufig in Gestalt von Staubblättern als in der von Fruchtblättern auftraten. In manchen Fällen zeigten die Glieder auch zwitterige Bildung, indem sie theils Carpiden-, theils Staubblattcharaktere an sich vereinigten.

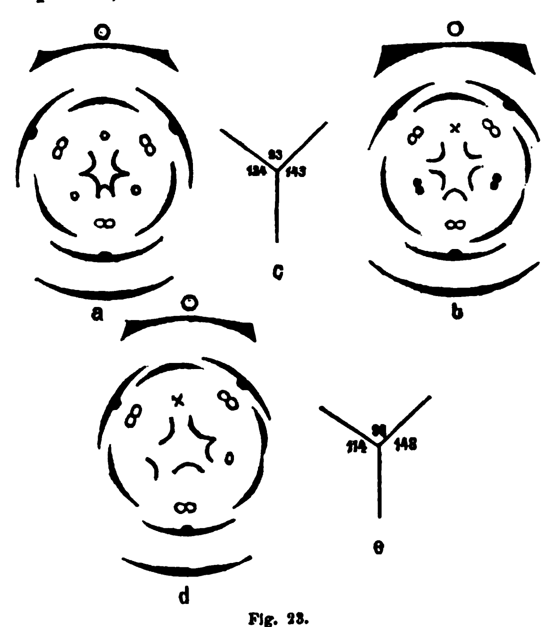


Fig. 23.

Unter den Blüthen, welche ich zu den atavistischen zähle, sind drei hervorzuheben, weil mit den Rückschlagserscheinungen auch

anderweitige Anomalien auftreten. Unter Beziehung auf ihre in Fig. 23 gegebenen Diagramme sollen dieselben besprochen werden. Alle Blüthen haben einmal das Gemeinsame, dass Glieder eines sechsten für die Blüthen innerhalb der Liliiflorenreihe gar nicht als typisch angesehenen Kreises erscheinen. Kurz erwähnt sind derartige Blüthen schon S. 66, 69 und 86 etc.

Die Blüthe, deren Diagramm Fig. 23 a vorführt, zeigt die drei ersten Blattkreise in normaler Ausbildung; dann folgen drei Glieder des inneren Staminalwirtels, von denen zwei (das unpaare und das linke der paarigen) in Gestalt verkrüppelter Staubblätter, eines in staminodialer Gestaltung erschienen. Auf den nun folgenden, normalen Fruchtblattwirtel gelangten aber noch zwei weitere Carpelle, anscheinend einem sechsten Quirl angehörig zur Ausbildung. Eine mit dieser übereinstimmende Blüthe habe ich schon in Mitth. 3 (Taf. V, Fig. 6) beschrieben und eine, auch in diese Reihe gehörige in Mitth. 5 (Taf. I, Fig. 9), und dort schon die theoretischen Schwierigkeiten, welche der Deutung solcher Blüthen erwachsen, hervorgehoben. Ich sage a. a. O. „thatsächlich wird ja die Bildung dieser zwei Narben (des sechsten Kreises) eben durch das Auftreten der beiden Stamina des inneren Kreises mit verursacht sein," indem ich den, durch die Entwicklung zweier Glieder des inneren Staminalkreises vergrösserten Querschnitt der Blüthenanlage im Auge habe. Dass die günstigen Raumverhältnisse jedenfalls mitbestimmend einwirken, halte ich für sichergestellt, andererseits möchte ich aber darauf hinweisen, dass es sehr wahrscheinlich, ja nahezu gewiss ist, dass die Glieder des sechsten Kreises in diesen Blüthen nicht einem besonderen Blattwirtel angehören, sondern durch seriales Dedoublement, durch seriale Spaltung der Glieder des inneren Staminalkreises hervorgegangen sind. Für diese Auffassung lassen sich einige wesentliche Stützpunkte gewinnen:

1. Entstehen Glieder eines sechsten Kreises (eines zweiten inneren Carpidenkreises) nur dort, nur an jenen Radien, wo Glieder des inneren Staminalkreises zur Entwicklung kommen.

2. Hat die Beobachtung gezeigt, dass die in Folge Rückschlages erscheinenden Glieder des inneren Staminalkreises oft zwitterige Bildungen sind, welche Staub- und Fruchtblatt-Charaktere vermengt zeigen. Sind diese derartig beschaffenen Glieder auch in

der Regel einfach[1]), so wurde doch auch schon das Vorkommen getheilter zwitteriger Glieder constatirt. Die Auffassung, dass die Glieder des sechsten Blattwirtels nur durch seriale Spaltung der Glieder des vierten Kreises, d. i. des inneren Staminalkreises hervorgehen, wird aber so gut wie erwiesen, wenn man die Figuren 1 u. 2 der Abhandlung „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Irideenblüthe etc." betrachtet, die in Fig. 11, Taf. I und Fig. 1, Taf. II wiedergegeben sind. Fig. 1, Taf. II stellt einen Diagrammquerschnitt durch eine Blüthenknospe aus dem hier behandelten Irisstocke dar. Wir sehen, dass drei Glieder des inneren Staminalkreises angelegt sind, eines als Carpid, zwei aber zeigen eine seriale Theilung. Der innere dieser Theile ist als Narbenanlage sicher zu erkennen, denn er gleicht vollkommen den Anlagen des normalen Carpidenkreises. Der äussere Zweig aber entspricht wohl dem Filament eines Staubblattes und ein höherer Querschnitt durch die Blüthenknospe hätte die Anthere getroffen. Fig. 11, Taf. I zeigt deutlich, dass die Theile (Spaltstücke) einer Basis entspringen. Wir haben also in Fig. 1, Taf. II offenbar den Querschnitt durch eine Blüthenknospe vor uns, welche im entwickelten Zustande der Blüthe, deren Diagramm Fig. 23 a enthält, sehr nahe gekommen wäre. Ich habe diese wesentlichen Thatsachen bei Besprechung der erwähnten ähnlichen Blüthen (Mittheilungen 3 und 5) übersehen.

3. Ist noch zu betonen, dass Dedoublement gerade bei Staubblättern ausserordentlich häufig stattfindet. Göbel[2]) zeigte, dass hochgradige Blüthenfüllung sehr häufig aus der Spaltung der Staminalanlagen und Entwicklung der Spaltstücke zu Blumenblättern hervorgeht. So bei Sileneen, Cruciferen, manchen Solaneen etc. Auch können die Spaltstücke sowohl serial, und dies trifft öfter zu, als lateral an einander gereiht sein. Wie nun eventuell die Spaltstücke alle blumenblattartig werden können, oder zum Theil blumenblattartig, zum Theil staubblattartig (die innersten Spaltstücke bei Caryophylleen manchmal, Göbel l. c. S. 213) entwickelt werden, ebenso gut können die Spaltstücke theils staubblattartig, theils carpidenartig ausgebildet werden. So ist es der Fall bei unseren

1) Vergl. Fig. 2 in Mitth. 1; ferner Fig. 5, Taf. I und Fig. 2, Taf. II dieser Abhandlung.

2) Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XVII.

Irisblüthen (Fig. 23 a, b, d). Das hängt ganz und gar ab von dem Verhältnisse, in welchem der Vorrath der verschiedenen Stoffe, welche zur Ausbildung der einzelnen Blattformen führen, in der Blüthenanlage vorhanden ist.

Die Blüthe, welche das Diagramm Fig. 23 b erläutern soll, wies gleichfalls zwei Glieder des inneren Staubblattkreises in Gestalt von Staubblättern, deren Antherentheil etwas verkümmert war, auf und selbe waren von überzähligen Narben gedeckt. Für diese Bildung verweise ich auf die Erklärung, welche ich bei der vorausgehend besprochenen Blüthe gegeben habe, und ich wende mich gleich einer weiteren Anomalie zu, welche die im Diagramm Fig. 23 b dargestellte Blüthe zeigt. Wir finden an ihr die Zahl der Petala vermehrt, indem an Stelle eines der paarigen Blumenblätter sich rechts vorn zwei finden. Auch eine solche Blüthe von Iris pallida habe ich schon seiner Zeit beschrieben[1]), nur waren in dieser beide vorderen Petala durch je zwei ersetzt.

In der citirten Abhandlung versuchte ich eine Erklärung für diese Blüthe zu geben. Ich ging dabei von der Annahme aus, dass die Glieder des inneren Staminalkreises als atavistische Erscheinung aufzufassen seien und, dass ihr Auftreten das Dedoublement in dem, wie durch die Entwicklungsgeschichte bekannt, verspätet auftretenden

---

1) Vergl. Mitth. 5, S. 19, Taf. I. Hierher gehört auch die in Fig. 3, Taf. II abgebildete Blüthe, in der zwischen den beiden Sepalen oben zwei Petala stehen. Durch diese Verdoppelung der Petala wird in anderer Weise, als durch die Umbildung der Stamina des inneren Kreises in Narben (Carpiden) eine Füllung der Blüthe bewirkt. Das Beobachtetsein einer ähnlichen Blüthenfüllung bei Iris ersehe ich aus einem Referat in Just's Jahresb. (über einen Artikel „gefüllt blühende Iris" aus der Wiener illustr. Gartenzeitung. 1886. S. 508), wo auf S. 777 erwähnt wird: „gefüllt blühende Iris anglica wird aus Holland in mehreren Varietäten angekündigt. Die Füllung beruht auf Verdoppelung der aufrecht stehenden Petalen." Aus dieser Angabe ist nicht ersichtlich ob die Verdoppelung der Petalen „serial" oder „lateral" erfolgt. Blüthenfüllung bei Iris scheint überhaupt selten zu sein. Nach Göbel führt Jungius (Opuscula botanico-physica, Coburgi 1747) Iris unter den Pflanzen an, welche nicht in den erfüllten Zustand übergeführt werden können. Hildebrand (l. c. p. 638) führt Iris Kaempferi auf als Beispiel einer ihm bekannten, gefüllt blühenden Art. Worauf diese Füllung beruht, wird nicht erwähnt. An den Kulturen meiner Iris pallida war die Neigung zu petaloider Umgestaltung von Staubblättern sehr gering, und in einer einzigen Blüthe fand sich ein Petalum an Stelle eines Stamens, wo jegliche Spur einer Loculamentbildung fehlte. Vergl. S. 79, Fig. 11.

inneren Perigon mit veranlasse. Die Entstehung der Glieder eines sechsten Kreises werde durch die kräftige Disposition der Anlage und durch die vorangehende Bildung von Gliedern des inneren Staminalkreises auf den gleichen Radien verständlich. In Betreff dieses letzteren Punktes wird schon aus der Besprechung der Blüthe Fig. 23 a ersichtlich, dass ich nunmehr theilweise anderer Ansicht bin, dass ich die Glieder des zweiten Carpidenkreises als durch seriales Dedoublement der Glieder des inneren Staminalkreises entstanden erkläre.

Im Just'schen Jahresbericht[1]) gab der Referent über meine Arbeit, Herr Benecke, eine von mir abweichende Erklärung dieser Blüthe. Er sagt: „Nehmen wir die kräftige Disposition der Anlage als Grund für das Dedoublement der zwei inneren Blüthenhüllblätter, so ist das Auftreten zweier Stamina (und der zwei Carpelle) in den neu gebildeten Lücken dem Referenten viel verständlicher; wir haben dann nicht nöthig mit „Atavismus" zu operiren." Ich stimme dem Referenten bis zu einem gewissen Punkte bei. Würde mir die in Rede stehende Blüthe an einem anderen Irisstocke als einzelne für sich dastehende Abnormität vorgekommen sein, dann hätte ich sicher zur Deutung des Herrn Benecke gegriffen. Aber die Blüthe kam an dem Stocke von Iris pallida zur Entwicklung, der durch Jahre in einem höheren oder geringeren Procentsatz der Blüthen gerade die Glieder des inneren Staminalkreises ausbildet, wobei anderweitige Blüthenmetaschematismen nur gelegentlich erscheinen und mehr in den Hintergrund treten. Es zeigt sich also an diesem Irisstocke eine specifische Tendenz zu eben dieser Bildung, die ich und wohl die meisten Morphologen als eine Rückschlagserscheinung auffassen. Und dass wir sie zum mindesten „bildlich" so bezeichnen können, wird wohl auch Herr Benecke nicht bestreiten[2]). Fasst man nun die Blüthen, wie sie in den Diagrammen Fig. 23, dann in Fig. 9, Taf. I der Mitth. 5 vorgeführt werden, im Zusammenhange mit der Gestaltung der Mehrzahl der abnormen Blüthen, welche unser Irisstock producirt, auf, dann ist es wohl naheliegend, hier und dort die gleichen Glieder auch als durch ein gleiches Agens hervorgebracht zu betrachten, die Glieder eines erscheinenden zweiten

1) Jahrg. 1883. Bd. I. S. 591.

2) Vergl. das in der Einleitung Gesagte.

Staubblattkreises als Folge eines Rückschlages aufzufassen. Im Grunde genommen sind ja die Phyllome einer Blüthe, mögen sie atavistische sein oder nicht, in ihrer Anlage und Entwicklung gewiss auch von den Raumverhältnissen abhängig und hier berührt sich des Herrn Benecke's Auffassung mit der meinen. Die von mir hier vertretene Ansicht wird aber, wie ich glaube, auch durch die früher besprochene, im Diagramm Fig. 23 a dargestellte Blüthe gestützt. Hier fehlt ein Dedoublement im inneren Perigon, die Vertheilung der Glieder ist eine vollkommen regelmässige. Trotzdem kommen Glieder eines inneren Staminalkreises zur Entwicklung, und zweien derselben wird auch ein Carpid anteponirt, das einem sechsten Kreise anzugehören scheint. Ich glaube, Herr Benecke würde mir jetzt selbst beipflichten, wenn er das Diagramm dieser Blüthe neben jenem der von ihm besprochenen (Mitth. 5, Fig. 9, Taf. I) betrachten würde.

Doch kehren wir nochmals zum Dedoublement im inneren Perigon zurück. Da stimme ich nun Benecke bei. Meine l. c. gegebene Deutung, das Stamen des inneren Kreises bewirke, vielleicht durch Druck auf die spät erscheinende Anlage des Petalums, Dedoublement, erscheint gezwungen und kann einfacher gegeben werden. Gegen die bezeichnete Auffassung sprechen schon die vielen Fälle, wo trotz Ausbildung der Glieder des inneren Staminalkreises doch in den anteponirten Perigontheilen kein Dedoublement eintritt. Betrachten wir das Diagramm Fig. 23 b, so sehen wir, dass die Abstände der Sepalen sehr ungleich sind. Am besten tritt das in Fig. c zu Tage, welche die durch die Medianebenen der Sepala und den Mittelpunkt der Blüthe gezogenen Radien wiedergiebt. Die paarigen Sepala sind stark genähert, ihr Abstand beträgt nur 93°, hingegen sind die Abstände dieser Sepala vom medianen vergrössert; links nur unbedeutend über das Normale, der Abstand beträgt hier 124°, rechts sehr bedeutend, er beträgt 143° anstatt 120°. An dieser Stelle nun schieben sich im folgenden Wirtel zwei Glieder an Stelle eines in die Lücke oder tritt Dedoublement der ursprünglich einfachen Anlage ein. Diese Deutung ist wohl einfach und wahrscheinlich den Thatsachen entsprechend. Das weitere Auftreten des inneren Staminalkreises aber ist eine Sache für sich und mit der vorausgehenden Erscheinung nicht nothwendig zusammenhängend. Tritt doch auch links in derselben

Blüthe ein Glied des inneren Staminalkreises auf, obwohl ihm kein Dedoublement im Perigon vorausgeht, und haben wir doch in Fig. 23 a eine Blüthe mit allen drei Gliedern des inneren Staminalkreises bei sonst ganz normaler Vertheilung der Phyllome.

Nach der eingehenden Erörterung der Blüthen, welche die Diagramme Fig. 23 a und b darstellen, glaube ich, über die im Diagramme Fig. 23 d dargestellte kurz hinweggehen zu können. Ihre Erklärung giebt sich so zu sagen von selbst. Das Dedoublement im inneren Perigon erfolgt wieder dort, wo der Abstand zweier Sepala auffallend vergrössert erscheint. Auf demselben Radius gelangt ein Glied des inneren Staubblattkreises zur Entwicklung, in Gestalt eines Stamens mit verkümmerter Anthere, welches von einer etwas kleinen Narbe, die einem sechsten Kreise anzugehören scheint, überdeckt wird. Auf der linken Seite steht eine andere überzählige Narbe, die deutlich dem vierten Kreise angehört und ein Glied des inneren Staminalkreises vertritt. Dieses Glied des inneren Staminalkreises kam sogar bei dem unter das Normale (auf 114°, vergl. Fig. 23 e) verkleinerten Winkelabstand der Sepala, zwischen denen es lag, zur Entwicklung.

Von den vier anderweitig abnormen Blüthen, welche 1888 am Stammstocke aufgetreten sind, war eine vollkommen tetramer gebaut. Eine zweite (Fig. 24) zeigte eines der Petala etwas stärker entwickelt und mit einem rudimentären Bart versehen. Wahrscheinlich war dasselbe in der Anlage und Entwicklung den beiden anderen Petalen vorangeeilt und hat so gewissermassen zu der Ausbildung einer unvollständig tetrameren Blüthe den Anstoss gegeben. Das diesem Petalum anteponirte Stamen hatte eine rudimentäre Anthere, auch die vor diesem Staubblatt stehende Narbe war etwas schwächlich ausgebildet. Noch mehr gilt dies von der ausserhalb des Narbenkreises stehenden fünften Narbe, welche eine Stellung einnimmt, als ob sie ein Glied des inneren Staubblattkreises vertreten würde.

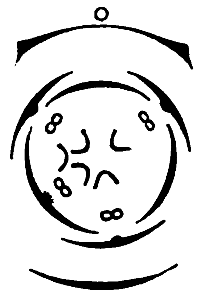


Fig. 24.

Eine dritte Blüthe, deren Orientirung zum Deckblatt aber nicht sicher ermittelt wurde, besass vier Sepala, vier Stamina und drei Carpiden. Petala fanden sich gar keine, doch muss erwähnt werden,

dass zwei einander gegenüberliegende Sepala bei vollständiger Bartbildung eine nach Art der Petala verschmälerte Basis besassen. Zwei Stamina standen bedeutend genähert und diese wurden von einer Narbe gedeckt. Die Blüthe liesse sich vielleicht in Anschluss an die S. 98 (Fig. 22) besprochene erklären, welche auf dem gleichen Stocke im Jahre 1887 aufgetreten war.

Die letzte Blüthe endlich zeigte die Ablösung eines Sepalums aus dem normalen Quirl und dasselbe tief unten am Fruchtknoten inserirt. Die Zahl der Glieder in den verschiedenen Blattkreisen war theils vermehrt, theils vermindert und die Stellung der Glieder eine recht verwirrte. Die Blüthe muss in die Reihe jener Abweichungen gestellt werden, welche in demselben Jahr in der Vererbungskultur Scheibe III aufgetreten sind und von der die einfacheren und instructiveren Fälle S. 82 und folgend besprochen worden sind.

IV. Zusammenfassung der Resultate, welche die elfjährige Beobachtung des Stammstockes ergeben hat.

1. Der Rückschlag tritt während der Beobachtungsperiode constant auf, doch sind in Bezug auf den Procentsatz der atavistischen Blüthen in den einzelnen Jahren bedeutende Schwankungen wahrnehmbar.

2. Der Rückschlag äussert sich in dem Auftreten eines bis aller dreier Glieder des theoretisch geforderten inneren Staminalkreises.

3. Diese Glieder erscheinen theils in staminodialer Ausbildung, mit oder ohne Rudimenten einer Anthere oder von Pollenfächern, theils in der Form mehr oder minder vollkommener Staubblätter und theils in der Gestalt mehr oder minder functionsfähig ausgebildeter Carpiden.

4. Erscheinen die Glieder des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt, so ist der Narbentheil des Carpids zwar immer vorhanden, aber die Ausbildung eines dieser Narbe (oder mehrerer diesen Narben) entsprechenden Fruchtknotenfaches ist zwar meistens, aber doch nicht immer nachzuweisen. Die den überzähligen Fruchtblättern entsprechenden Fächer des Fruchtknotens können vollkommen entwickelte Samen liefern.

5. Treten zwei oder gar drei (1884, 1887) Glieder des inneren Staminalkreises in der Form völlig ausgebildeter Carpiden auf, so erhalten solche Blüthen, in Folge der petaloiden Gestalt der Narben in der Gattung Iris, das Aussehen gefüllter Blüthen.

6. Ausser Blüthen, welche Glieder eines dem normalen Staubblattkreise folgenden Quirls enthalten und die als Rückschlagsbildungen aufzufassen sind, treten in verhältnissmässig geringer Zahl noch andere Blüthenanomalien auf, theils, wie es scheint, gleichzeitig mit Rückschlagserscheinungen, theils für sich allein.

7. In die erste der unter Punkt 6 bezeichneten Gruppen (Rückschlag begleitet von anderweitigen Anomalien) fallen folgende Erscheinungen:

a) Dimererer Blüthenbau mit Ausbildung eines inneren Staminalkreises. (In dem S. 98 beschriebenen Falle gesellt sich hinzu Bartbildung an den Blättern des inneren Perigonkreises.)

b) Gleichzeitig mit dem Auftreten eines oder mehrerer Glieder des inneren Staminalkreises in Gestalt vollkommen ausgebildeter Stamina (seltener von Staminodien) kommt es hier und da vor, dass in Anteposition mit diesen noch Glieder, welche einem sechsten Kreise (einem zweiten Carpidenkreise) anzugehören scheinen, vorhanden sind. Es ist nahezu gewiss, dass die Glieder des scheinbar sechsten Kreises auf seriales Dedoublement der Glieder des inneren Staminalkreises zurückzuführen sind.

c) In Blüthen von der unter b erwähnten Beschaffenheit, oder auch in solchen, wo an Stelle eines Stamens des inneren Kreises ein einfaches Glied (ohne seriale Spaltung) steht, findet man öfters statt eines anteponirten Petalums deren zwei in lateraler Anordnung.

8. In die zweite Gruppe der unter Punkt 6 erwähnten Blüthen fallen folgende beobachtete Erscheinungen:

a) Echte Dimerie (1880).

b) Vollständige Tetramerie (1887, 1888) oder unvollständige (S. 105).

c) Apostasis. Ablösung eines Sepalums aus dem Sepalenwirtel; dasselbe erscheint tief unten am Fruchtknoten inserirt (1888).

d) Ausfall des Petalenwirtels bis auf ein einziges Glied. (Beobachtet an einer tetrameren und an einer trimeren Blüthe, 1880)[1]).

e) Einzelne Blüthen zeigen weiterreichende Anomalien, welche eine kurze Beschreibung und eine sicher begründete Deutung nicht zulassen (1888).

V. Schlussfolgerungen, welche die Beobachtungen an den Vererbungskulturen zulassen, und vergleichende Betrachtung der an diesen und am Stammstocke gewonnenen Ergebnisse.

Ehe wir daran gehen, das in der Kapitelüberschrift Versprochene darzulegen, wird es sich empfehlen, eine tabellarische Zusammenstellung zu geben, welche zeigt, wie gross der Procentsatz der Blüthen mit Rückschlagserscheinungen in den verschiedenen Kulturscheiben während der einzelnen Beobachtungsjahre war.

Jahr.	Procentzahl der atavistischen Blüthen in den einzelnen Kulturen.			
	I. Vererbung des Rückschlages in erster Generation.			Stammstock.
	Scheibe I.	Scheibe II.	Scheibe III.	
1882	blüht nicht	33·3	blüht nicht	30
1883	nicht beobachtet	nicht beobachtet	nicht beobachtet	nicht beobachtet
1884	2·5 (?)	10 (?)	20	20 } nach beiläufiger Schätzung.
1885	4·3	57	14·3	10
1886	1·6	2·5	51	10
1887	3·3	19	55	17 } nach genauer Zählung.
1888	Pflanzen vernichtet	22·5	32	23
1889	—	Nicht beobachtet. Uebersiedlung der Pflanzen nach Innsbruck.		Bleibt in Graz zurück.
1890	—	28	28	—
	Mittlerer Procentsatz für die einzelnen Kulturen.			
	2·9	23·6	31·7	18·3
	II. Vererbung des Rückschlages in zweiter Generation. Scheibe IV.			
1888	60			
1889	Nicht beobachtet. Uebersiedlung nach Innsbruck.			
1890	44			
	Im Mittel: 52			

1) Mitth. 3. S. 54. Taf. V. Fig. 4 und 5.

Wir gelangen nun zur Zusammenfassung folgender Sätze:

1. Die am Stammstocke auftretenden Blüthen, welche Staubblätter oder stellvertretende Phyllome dort ausbilden, wo von der Theorie die Glieder eines ablastirten inneren Staminalkreises vorausgesetzt werden, traten auch auf den descendenten Pflanzen auf, welche aus, vom Stammstocke geernteten, Samen erzogen wurden. Mit anderen Worten: Die als Rückschlag gedeutete Erscheinung ist durch Samen vererbbar.

2. Die Vererbung gelang mit Samen, welche von Blüthen abstammten, die den Rückschlag in graduell sehr verschiedenem Maasse gezeigt haben.

3. Der mittlere Procentsatz, in welchem die Blüthen mit Rückschlagserscheinungen in den verschiedenen Kulturen während der Beobachtungsjahre aufgetreten sind, blieb nur in einer Scheibe (Vererbung in erster Generation) hinter jenem des Stammstockes zurück, während er in den übrigen Scheiben diesen übertrifft.

4. Die Vererbung des Rückschlages in zweiter Generation scheint gegenüber jener in erster Generation procentisch zuzunehmen. (Dieser Satz musste in Folge der zu wenige Jahre umfassenden Beobachtung in dieser vorsichtigen Fassung gegeben werden.)

5. In der Häufigkeit (Procentsatz) der Blüthen mit Rückschlagserscheinungen treten an denselben Stöcken von Jahr zu Jahr beträchtliche Schwankungen zu Tage.

6. Diese Schwankungen im Procentsatz scheinen in einem mehr oder minder regelmässigen Wechsel von Steigen und Fallen zu bestehen, doch so, dass die gleichsinnige Tendenz auch mehrere (beobachtet zwei) Jahre hindurch anhalten kann. — (In Scheibe I vollzog sich der Wechsel zwischen Steigen und Fallen von Jahr zu Jahr. In Scheibe II sehen wir das Steigen des Prozentsatzes durch zwei Jahre [1887 und 1888], desgleichen in Scheibe III [1886 und 1887] anhalten.)

7. Das Steigen und Fallen im Procentsatz der atavistischen Blüthen geht an den einzelnen Stöcken nicht parallel vor sich. Während die eine Scheibe einen hohen

Procentsatz aufweist, zeigt gleichzeitig eine andere einen geringen. In Scheibe II sehen wir 1885 52 % der Blüthen atavistisch, in Scheibe III nur etwas über 14 %. Eine steigende Tendenz herrscht 1887 sowohl in Scheibe II (19 %) als in Scheibe III (55 %); allein während 1888 in Scheibe II (22,5 %) die gleiche Tendenz noch anhält, ist im gleichen Jahre in Scheibe III bereits ein Fallen des Procentsatzes (32 %) eingetreten. Dasselbe ergiebt ein Vergleich der jährlichen Procentsätze des Stammstockes mit jenen der einzelnen Scheiben der Vererbungskulturen.

8. Aus Punkt 7 folgt, dass das Auftreten von Blüthen, welche Glieder des inneren Staubblattkreises enthalten, nicht etwa von klimatischen und Standortsverhältnissen abhängig ist, welche ja für alle Kulturen die gleichen waren, sondern dass dasselbe wesentlich durch innere Ursachen bedingt ist. Es ist dies ein Verhalten, wie es von einer Erscheinung, welche als Rückschlag gedeutet wird, auch gefordert werden muss.

9. Der Rückschlag tritt an den Blüthen der descendenten Pflanzen nicht auf die gleiche Form und Stärke beschränkt auf, wie ihn die Mutter (die Blüthe, deren Samen zur Vererbungskultur verwendet wurden) aufwies, sondern er zeigt sich an den Descendenten im allgemeinen in allen Erscheinungsformen, welche der Stammstock producirt.

Dieser Punkt ist einer eingehenden Discussion bedürftig. Von vornherein könnte man erwarten, dass der Rückschlag um so intensiver an der Nachkommenschaft hervortreten werde, je stärker er in der Blüthe war, aus deren Samen jene hervorgegangen ist. Dass z. B. in Scheibe I, wo Samen, von einer Blüthe mit allen drei Gliedern des inneren Staubblattkreises gewonnen, ausgesäet wurden, auch die Blüthen der descendenten Pflanzen zur Bildung aller dreier Glieder des inneren Staubblattkreises hinneigen würden. Oder, dass in Scheibe II, deren Pflanzen aus Samen von einer Blüthe mit einem Glied des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt gewonnen wurden, die Blüthen ausschliesslich, oder doch mit besonderer Vorliebe die Glieder des inneren Staubblattkreises in Carpidengestalt hervorbringen sollten. Ein solcher Parallelismus zwischen den Blüthen der Nachkommenschaft und der Stammblüthe herrscht nun

keinesfalls. So zeigte besonders Scheibe I, wo ein relativ starker Rückschlag zu erwarten war, durch alle Jahre hindurch einen sehr geringen Procentsatz atavistischer Blüthen. Ferner kam hier nie eine Blüthe mit allen drei Gliedern des inneren Staubblattkreises zur Beobachtung, ja, nur eine einzige mit zwei Gliedern (1887). Alle übrigen atavistischen Blüthen zeigten nur ein überzähliges Glied, meist in staminodialer Gestaltung. Ein vollkommen ausgebildetes Staubblatt fand sich nur einmal (1887), hingegen war das auftretende Glied wiederholt in der Gestalt eines Carpids entwickelt, also in einer Form, die unter den Gliedern des inneren Staminalkreises der Stammblüthe nicht vertreten war.

In Scheibe II, deren Pflanzen von einer Blüthe stammten, welche ein Glied des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt entwickelt hatte, traten in den atavistischen Blüthen die überzähligen Glieder ungefähr gleich häufig in Carpidengestalt wie in jener von Staminodien auf. Die Mehrzahl der Blüthen weist nur ein Glied des inneren Staminalkreises auf, doch kamen ziemlich häufig auch Blüthen mit zwei Gliedern vor, ja, eine hatte selbst alle drei Glieder. In den letzteren Blüthen trat also der Rückschlag mehr hervor, als an der Stammblüthe. In drei Blüthen erschien das auftretende Glied des inneren Staubblattkreises sogar als vollkommen entwickeltes Stamen!

Ebenso überraschend erscheinen die Ergebnisse in Scheibe III, deren Pflanzen von einer Blüthe stammen, welche ein einziges, schwach entwickeltes, staminodiales Glied des inneren Staminalkreises enthielt. Vor Allem ist hier der verhältnissmässig hohe Procentsatz, welchen die atavistischen Blüthen erreichen, bemerkbar. Diese Blüthen entwickeln aber nicht nur ein Glied des inneren Staubblattkreises, sondern 1886 erschienen zwei Blüthen mit zwei und vierzehn Blüthen sogar mit allen drei Gliedern. Auch in den Jahren 1887 und 1888 fanden sich zahlreiche solche Blüthen. Die überzähligen Glieder waren häufig als Staminodien, oft aber auch in der Form mehr oder minder vollkommen ausgebildeter Staubblätter entwickelt. Das Auftreten in Carpidengestalt fehlte in dieser Scheibe bis 1886, in den Jahren 1887 und 1888 kamen aber einige solche Fälle vor und 1890 waren sie sogar relativ häufig.

Wie haben wir nun die vorstehend dargelegten und im ersten Satze des Punkt 9 kurz zusammengefassten Ergebnisse zu verstehen,

wie erklären sie sich? Erstlich, glaube ich, wird in den Blüthen der Nachkommenschaft ohne Zweifel auch der Einfluss des Vaters, d. h. die Beschaffenheit der Blüthen, deren Pollen bei der Bestäubung resp. Befruchtung der drei Blüthen verwendet wurde, welche die Stammmütter der Pflanzen in den Scheiben I, II und III abgaben, zum Ausdruck gelangen. Leider ist mir die Bestimmung, wie weit dieser Faktor an der Gestaltung der Blüthen in den Vererbungskulturen betheiligt ist, nicht möglich. Ich weiss nur, dass ich die Stammblüthen, auf welche die Pflanzen der Scheiben I, II und III zurückzuführen sind, mit Pollen von Blüthen der gleichen Scheibe (ob des gleichen Individuums?), welche selbst atavistische Erscheinungen aufwiesen, bestäubt habe. Genauere Details habe ich nicht notirt. Auch wären, wie schon in den Vorbemerkungen erwähnt, solche Aufzeichnungen, selbst wenn sie vorlägen, ihrem Werthe nach fraglich, da neben der künstlichen Bestäubung an dem sehr reichblüthigen Stocke leicht noch eine natürliche durch Insekten stattgefunden hätte, und so bliebe es unentschieden, welcher Bestäubung die Befruchtung zu verdanken sei[1]). Ein Entfernen aller übrigen Blüthen, mit Ausschluss einer bestäubten, empfahl sich nicht, weil ich den Versuch eine Frucht zu erzielen, bei dem relativ fraglichen Erfolg der künstlichen Bestäubung, nicht an eine einzige Blüthe gebunden sehen wollte, um doch einige Aussicht dafür zu haben, mit den Vererbungsversuchen beginnen zu können.

Zweitens ist zu betonen, dass die einzelne Blüthe nur ein Theil des Pflanzenindividuums ist und dass in ihr, oder dem in ihr geborgenen Keimplasma[2]), die Qualität des ganzen Individuums zur

---

1) Ein solches Zutreffen (Bestäubung mit dem Pollen einer normalen Iris) ist z. B. bei Scheibe I der Vererbungskulturen, in der sich eine so auffallend geringe Vererbung der Rückschlagserscheinungen ergab, nicht unwahrscheinlich. Nägeli (Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, p. 258) sagt: „In ganz nahe verwandten Individuen werden diese Störungen (es handelt sich um entfaltungsvage Anlagen, welche durch äussere und innere Ursachen bewirkt sind) am ehesten gleichsinnig sein und in der Nachkommenschaft leicht eine Steigerung erfahren, während in Individuen mit geringer Verwandtschaft die Störungen im ungleichen Sinne begonnen haben und somit bei der Vereinigung ihrer Idioplasmen sich mehr oder minder aufheben."

2) Ich führe hier absichtlich den Begriff „Keimplasma" ein, der durch Weismann eine schärfere und den, durch die Forschungen über den Befruchtungsprocess, festgestellten Thatsachen entsprechendere Fassung erhalten hat, als sie der

Geltung kommt. Es können in diesem Keimplasma Anlagen vorhanden sein, die an der betreffenden Blüthe selbst nicht zum Durchbruche gelangten, welche aber (wenigstens ein Theil derselben) an anderen Blüthen des gleichen Individuums in Erscheinung treten. Wenn wir des Vorhandenseins „latenter" Anlagen gedenken, dann schwindet das zunächst Befremdende der Vererbungskulturen. Nägeli[1]) sagt, „Veränderungen des Idioplasmas und Veränderungen des Organismus in seinen äusseren Merkmalen entsprechen sich nicht immer. Viele Thatsachen beweisen uns, dass beide Vorgänge nur bis auf einen gewissen Punkt einander entsprechen und, dass die Kunde, welche uns der entfaltete Zustand von den Anlagen giebt, unvollständig ist, weil immer eine Anzahl von Anlagen latent bleibt."

So verliert sich das Wunderbare dessen, dass in Scheibe III, wo die Stammblüthe der Pflanzen nur ein Glied des inneren Staminalkreises, als Staminodium ausgebildet, enthalten hatte, nun häufig auch Blüthen mit zwei und allen drei Gliedern des inneren Staubblattkreises auftreten; denn latent werden die Anlagen dieser Glieder, oder besser, latent war die Disposition zur Ausbildung dieser Glieder, gewiss auch in der Stammblüthe vorhanden. Ebenso mag auch die Thatsache, dass die Glieder des inneren Staminalkreises an den descendenten Pflanzen auch in Formen auftreten, welche an der Stammblüthe nicht realisirt waren, theilweise auf den väterlichen Einfluss, theilweise auf das Vorhandensein latenter Anlagen im Keimplasma der Stammblüthe zurückzuführen sein[2]).

Nägeli'sche weitere Begriff des Idioplasmas giebt. Weismann (Die Continuität des Keimplasmas, Jena 1885, p. 21) nennt das specifische Nukleoplasma der Keimzelle „Keimplasma". Dieses fällt auch unter den Begriff des Nägeli'schen Idioplasmas, aber letzteres umfasst, „wenn wir es als Kernsubstanz ansehen, keineswegs bloss das Kernplasma der Eizelle (Sexualzellen), sondern auch die Kernplasmen aller Zellen des Gesammtorganismus."

1) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, S. 183.

2) Ich neige übrigens sehr zu der Auffassung, dass den atavistischen Pflanzen nur die Anlage zur Ausbildung von Phyllomen, dort, wo die Glieder des theoretisch geforderten inneren Staminalkreises in der Irideenblüthe zu stehen haben, inhärent sei, dass aber die Art und Weise der Entwicklung dieser Phyllome (ob sie zu einem Stamen, zu einem Staminodium, zu einem Petalum oder zu einem Carpid werden) von andern, zum Theil äusseren Ursachen mit abhänge. Ich habe diesem Gedanken schon S. 87 Ausdruck verliehen.

Ich habe an meinen Kulturen mehrfach beobachtet, dass ein und derselbe Blüthenstand normale und atavistische Blüthen enthalten kann. So fand sich am Stammstocke 1888 eine Inflorescenz, welche eine Blüthe mit allen drei Gliedern, ferner mehrere Blüthen mit einem oder mit zwei Gliedern des inneren Staminalkreises immer carpidenartig entwickelt, aufwies. Die letzte Blüthe dieser Inflorescenz aber war normal. Es ist nun wohl kein Zweifel, dass auch in dieser Blüthe die Anlage zur Bildung der Glieder des inneren Staminalkreises, im Idioplasma, vorhanden war, dass sie nur nicht hinlänglich erstarkt war oder, durch andere Verhältnisse zurückgehalten, nicht zum Durchbruche, zu sichtbarer Manifestation kam und latent blieb. Die Descendenten dieser äusserlich normalen Blüthe würden ohne Zweifel sowohl Blüthen mit sichtbar werdendem Rückschlag, als auch äusserlich normale ausbilden[1]).

10. Die in den Vererbungskulturen vorkommenden Blüthenanomalien reichen über den Kreis der Erscheinungen am Stammstocke hinaus, d. h. derartige Anomalien wurden während der Beobachtungsjahre am Stammstocke nicht beobachtet.

Es kehren in den Vererbungskulturen neben Blüthen, welche nur durch das Auftreten der Glieder des inneren Staminalkreises abweichend erscheinen, auch solche wieder (vergl. die Ergebnisse des Stammstockes Punkt 7), welche neben Rückschlag noch anderweitige Anomalien aufweisen.

---

1) Da gerade diese Blüthe der Inflorescenz eine Frucht ergab, wurde auch ein Versuch eingeleitet, welcher die berührte Frage experimentell entscheiden wird.

Uebrigens liegen Thatsachen, welche im Sinne meiner oben geäusserten Ansicht sprechen, schon vor. So ist es bekannt, dass neben gefüllten Blüthen viele Pflanzenstöcke gleichzeitig auch einfache ausbilden, deren Samen aber meist wieder wenigstens zum Theil gefüllte, blühende Individuen hervorbringen. Göbel sagt denn auch l. c. S. 285: „Es muss also auch in den einfach blühenden Samen derartiger Schoten ein „Antrieb“ zur Production von gefüllte Pflanzen liefernden Samen vorhanden sein, der grösser ist, als in andern Schoten; oder mit anderen Worten, die Anlage zur Füllung ist latent vorhanden.“ Ebenso hat Peyritsch (Untersuchungen über die Aetiologie pelorischer Blüthenbildungen, Denkschriften der Wiener Akad. Bd. 38. 1877. p. 33) gezeigt, dass aus Samen zygomorpher, normaler Blüthen von Leonurus Cardiaca wieder pelorientragende Individuen hervorgehen können, natürlich unter der Voraussetzung, dass der Same einer Pflanze entnommen wird, die pelorische Gipfelblüthen trägt.

So finden wir:

a) Dimeren Blüthenbau mit Vorhandensein eines inneren Staubblattkreises. Vergl. S. 107, Punkt 7 a. (In Scheibe III, 1886 S. 71 und 1890 S. 86.)

b) Seriales Dedoublement der in Folge Rückschlages erscheinenden Glieder des inneren Staminalkreises. Vergl. S. 107, Punkt 7 b. (In Scheibe II, 1884 S. 66, 1885 S. 68, 1890 S. 86; in Scheibe III, 1890 S. 86.)

c) Blüthen wie in b, aber an Stelle eines Petalums zwei. Vergl. S. 107, Punkt 7 c. (In Scheibe II, 1885 S. 69 und 1890 S. 86.)

Hierher gehören weiters die folgenden Fälle, welche am Stammstock nicht beobachtet wurden.

d) Tetramerer Aufbau der Blüthe, bei gleichzeitiger Ausbildung von Gliedern des inneren Staminalkreises. (In Scheibe II, 1887 S. 76.)[1])

e) Vorstufe zur Pseudodimerie bei Ausbildung eines Gliedes des inneren Staminalkreises. (In Scheibe III, 1886 S. 72.)

f) Laterales Dedoublement eines Gliedes des inneren Staubblattkreises. (In Scheibe IV, 1890 S. 92.)

g) Ein Glied des inneren Staminalkreises erscheint in der Form eines ziemlich vollkommenen Petalums, das an der einen Seite allerdings noch ein rudimentäres Pollenfach trägt. (In Scheibe III, 1887 S. 79.)

Auch die Blüthenanomalien anderer Art (ohne gleichzeitiges Auftreten von Gliedern des zweiten Staminalquirls), welche wir am Stammstocke gefunden haben, treten in den Vererbungskulturen wieder auf. So:

a) Echte Dimerie. (In Scheibe I, 1885, 1886 und 1887, in Scheibe III, 1887 und 1890.)

b) Vollständige Tetramerie. (In Scheibe II 1888, in Scheibe III, 1887.)

c) Apostasis eines Sepalums. (In Scheibe III, 1885 S. 70, 1888 S. 82 und 1890 S. 89.)

1) Die S. 105 (Fig. 24) besprochene Blüthe des Stammstockes liesse sich zwar hierher zählen, doch ist die Tetramerie derselben mehr eine scheinbare und nicht in der ersten Anlage schon gegebene.

d) Ausfall des Petalenwirtels bis auf ein einziges Glied. (So lässt sich die 1887, Scheibe I, beobachtete Blüthe auffassen, von der ich S. 74 sage, sie zeige einen schwachen Anlauf zu tetramerem Aufbau.)

e) Blüthen mit weiterreichenden Anomalien, die schwer zu beschreiben und sicher zu begründen sind. (Solche in Scheibe III, 1887 S. 79 und 1890 S. 89.)
Doch finden sich unter den anderweitig abnormen Blüthen auch Gestaltungen, die während der Beobachtungsjahre am Stammstock nicht festgestellt wurden. So:

f) Das Vorkommen von petaloider Ueberspreitung an Sepalen. (In Scheibe II, 1885 an zwei Blüthen; vergl. Fig. 3, Taf. I.)

g) Die vollständige oder doch ziemlich vollständige petaloide Umgestaltung einzelner Glieder des äusseren Staminalwirtels. (1887, Scheibe I, S. 75, Scheibe II, S. 75, Scheibe III, S. 79, 1890, Scheibe III, S. 89).

h) Das Auftreten von pseudodimeren Blüthen oder solchen, die als Vorstufen zur Pseudodimerie bezeichnet werden können. (In Scheibe III von 1884 an jährlich, besonders zahlreich 1887; in Scheibe I, 1886 und 1887, in Scheibe II, 1888 ein Fall.)

i) Die Bildung einer verkümmerten Blüthe, welche aus nur je einem Sepalum, Petalum und Stamen bestand, also eines Carpids völlig entbehrte. (1885, Scheibe II.)

j) Blüthen mit zweigliedrigem Sepalen-, Staminal- und Carpidenquirl (bei querer Orientirung dieser Glieder), aber mit drei oder vierzähligem Petalenwirtel. (Scheibe I 1887 S. 74.)

k) Synanthie zweier Blüthen. (Ein wahrscheinlich so richtig gedeuteter Fall 1890 in Scheibe III, S. 90.)

l) Halbsepaloide Ausbildung des Vorblattes. (1888, Scheibe III S. 84.)

m) Rudimentäre Ausgestaltung eines zweiten Vorblattes. (Scheibe III, 1890 S. 88, Fig. 19.) Die Fälle l und m schliesen sich jedoch an jene Bildungen an, welche

unter c angeführt sind und die in der dort bezeichneten Art auch am Stammstocke auftraten.

n) Bartbildung am innern Perigon. (Scheibe I, 1887 S. 73, Scheibe IV, 1888 S. 91.) Bartbildung am innern Perigon wurde auch am Stammstocke beobachtet, jedoch gleichzeitig mit Rückschlag. Siehe S. 107, Punkt 7 a.

o) Bartlose Ausbildung von Sepalen mit Verkümmerung, eventuell Ausfall eines oder beider der gewöhnlich vorhandenen anteponirten Geschlechtsblätter. (Scheibe I, 1885 S. 67, 1886 S. 71, 1887 S. 74.)[1])

11. **Jede der drei Vererbungskulturen** (Vererbung in erster Generation)[2]) **zeigt, trotz der Uebereinstimmung, in vielen der auftretenden Abweichungen irgend eine specifische, besondere Abweichung. Diese Anomalien blieben theils vereinzelt, erschienen etwa nur während eines Jahres, oder sie kehrten jährlich wieder, so dass man von dem Vorhandensein einer, nach der besonderen Qualität der Abweichung hinzielenden Bildungstendenz sprechen**

---

1) Die in Punkt 10 gegebene Zusammenfassung der in den Vererbungskulturen aufgetretenen Blüthenanomalien erweist sich, wenn man noch die verschiedenen Modalitäten, unter welchen der Rückschlag erfolgt (das Erscheinen der Glieder des inneren Staminalkreises sich vollzieht), berücksichtigt, als eine ziemlich erschöpfende Uebersicht der bei den Irideen überhaupt auftretenden Blüthenmetaschematismen. Ich beabsichtigte ursprünglich eine gesonderte Zusammenstellung der bei den Irideenblüthen beobachteten Bildungsabweichungen zu geben, sehe aber, dass eine solche wesentlich auf eine Wiederholung des im Punkt 10 dieses Abschnittes Enthaltenen hinauskommen würde. Unter den Abweichungen, welche bei den Arten der Gattung Iris und Crocus häufiger auftreten, sind nebst der gelegentlichen Ausbildung von Gliedern des innern Staminalkreises zu nennen: 1) Die Pseudodimerie (von der unten noch speciell die Rede sein soll). 2) Die Dimerie (ausser bei Iris pallida von mir bei I. germanica und häufig bei Crocus vernus beobachtet). Versuche, welche ich über die Vererbbarkeit der Dimerie anstellen wollte, scheiterten daran, dass es nie gelang, von den dimeren Blüthen Samen zu erzielen. 3) Die Tetramerie (von mir gesehen bei I. aurea, I. Monnierii, I. tenuifolia, I. pallida und Crocus vernus).

Endlich wurde einmal bei I. aurea Pentamerie beobachtet. (Mitth. 3, Taf. V, Fig. 2.)

2) Die Kulturen über Vererbung in zweiter Generation umfassen bislang die Resultate zu weniger Jahre, um hier in Betracht zu kommen.

kann, in der sich angeborene individuelle Verschiedenheit kundgiebt[1]).

Für Scheibe I sind die durch alle Jahre wiederkehrenden Blüthen mit petalumartigen Gliedern des äusseren Perigonkreises und den damit zusammenhängenden weiteren Abweichungen specifisch charakteristisch. Auch das Vorkommen der interessanten, bis auf den Petalenkreis dimeren Blüthen (vergl. S. 74) blieb auf diese Scheibe beschränkt, trat aber auch hier bloss einmal auf. Ebenso bezeichnend ist das jährliche Vorkommen echt dimerer Blüthen in Scheibe I, wenn schon ein vereinzelter Fall 1887 auch für Scheibe III verzeichnet ist.

Für Scheibe II ist kennzeichnend, dass die Glieder des inneren Staminalkreises vorwiegend in carpidenartiger Gestalt erscheinen. Eine nur in dieser Scheibe, allerdings auch nur in einem Jahre, vorgefundene Anomalie ist die Ueberspreitung von Sepalen.

Als besondere Bildungen für Scheibe III sind hervorzuheben: die in drei Blühperioden wiederkehrenden Fälle von Apostasis eines Kelchblattes und die zweimal beobachteten dimeren Blüthen, welche auch Glieder des inneren Staminalkreises enthielten. Ebenso tritt die Neigung zur Bildung zygomorpher Blüthen in dieser Kultur stark hervor, obschon solche pseudodimere Blüthen, oder Vorstufen dieser, auch in Scheibe I häufiger und in Scheibe II in zwei Fällen nachgewiesen wurden.

12. **Anderweitig abnorme, nicht durch Rückschlag abweichende Blüthen kommen in den Vererbungskulturen häufiger vor als auf dem Stammstocke. Aber die Zunahme an anderweitig abnormen Blüthen geht nicht parallel mit der Zunahme an atavistischen Blüthen.** Die nachstehende Tabelle giebt die Procentsätze, mit welchen in den einzelnen Kulturen normale (n.), atavistische (at.) und anderweitig abnorme (a. ab.) Blüthen auftreten:

---

1) Nach Weismann (Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie, S. 25) „behauptet Nägeli" (ich weiss nicht an welcher Stelle er dies thut), „es gäbe überhaupt keine angeborenen individuellen Verschiedenheiten bei den Pflanzen, die Unterschiede, welche wir thatsächlich zwischen der einen und der andern Buche oder Eiche sehen, seien alle nur Standortsmodificationen, hervorgerufen durch die Verschiedenartigkeit der lokalen Einflüsse." Ich stimme Weismann, der diesen Ausspruch für nicht berechtigt hält, bei.

Jahr.	Vererbungskulturen, I. Generation.									Stammstock.		
	Scheibe I.			Scheibe II.			Scheibe III.					
	n.	at.	a. ab.	n.	at.	a. ab.	n.	at.	a. ab.	n.	at.	a. ab.
1882	—	—	—	66·7	33·3	—	—	—	—	—	—	—
1883	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1884	95	2·5	2·5	85	10	5	60	20	20	—	—	—
1885	87·1	4·3	8·6	37	58	5	83·7	14·3	2	—	—	—
1886	88·8	1·6	9·6	97·5	2·5	0	49	48·8	2·2	—	—	—
1887	88·5	3·3	8·2	80	19	1	33	55	12	82	17	1
1888	—	—	—	75·5	22·5	2	59	32	9	74	23	3
1889	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1890	—	—	—	66	28	6	67	12	21	—	—	—
	Mittlerer Procentsatz der anderweitig abnormen Blüthen.											
	7·2			3·1			11			2		

Vom Stammstocke wissen wir, dass durchschnittlich 18,3 % der Blüthen jährlich Rückschlagserscheinungen zeigte. Diese Blüthen überwogen weitaus die anderweitig abnormen, und wenn eine sichere Berechnung auch nur für die Jahre 1887 und 1888 vorliegt, so erinnere ich mich genau, dass die Verhältnisse auch in den Vorjahren ziemlich die gleichen waren. Auch spricht in dem gleichen Sinne ein Vergleich, der einerseits auf S. 107, andererseits auf S. 115 gegebenen Aufzählungen, über die beobachteten anderweitig abnormen Blüthen am Stammstocke und an den Vererbungskulturen. In den Vererbungskulturen tritt eine bedeutende Erhöhung des Procentsatzes der anderweitig abnormen Blüthen zu Tage. Nur die Scheibe II ist diesbezüglich vom Stammstocke kaum unterschieden. Scheibe I hat im Ganzen einen geringen Procentsatz abnormer Blüthen, aber unter diesen überwiegt der Procentsatz der anderweitig abnormen jenen der atavistischen gut um das Doppelte. In Scheibe III ist der Procentsatz der atavistischen Blüthen ein hoher, aber auch jener der anderweitig abnormen zeigt hier eine bemerkenswerthe Steigerung. Während nun hier die Procentsätze beider Blüthengruppen gesteigert erscheinen, ist in Scheibe II der Procentsatz der atavistischen hoch (über 23), jener der anderweitig abnormen unbedeutend und in Scheibe I umgekehrt, relativ der Pro-

centsatz der anderweitig abnormen hoch, jener der atavistischen Blüthen gering.

13. **Zwischen der Bartbildung auf den Perigonblättern und der Ausbildung von Sexualblättern, insbesondere der Staubblätter, scheint eine Art von Correlation zu bestehen.**

Einige der Blüthenanomalien könnten zu einer solchen Auslegung führen. In Scheibe I kamen wiederholt bartlose Sepalen vor und auf den gleichen Radien waren die Sexualblätter kümmerlich entwickelt, oder fehlte eines, auch beide gänzlich. (1885 S. 67, 1886 S. 71, 1887 S. 74.)

Andererseits liegen einzelne Fälle vor, wo, wenn an Perigonblättern des inneren Kreises ein Bart ausgebildet war, vor diesen auch Staubblätter standen. So in den Blüthen, welche in den Diagrammen Fig. 14 und 24 gegeben sind, ferner in der S. 98 beschriebenen dimeren Blüthe (Fig. 22). Allein in letzterer sind die Staubblätter in Folge Rückschlages aufgetreten und wir haben S. 71 und 86 andere Beispiele solcher dimerer Blüthen, wo die erscheinenden Glieder des inneren Staminalkreises vor bartlosen Petalen stehen. Ueberhaupt sind Petalen, welche einen mehr oder minder ausgebildeten Bart besitzen, doch Ausnahmsbildungen und die Glieder des inneren Staminalkreises erscheinen gewöhnlich, ohne dass in den betreffenden Blüthen die Petala einen Bart besässen. Ja, in Fig. 7, S. 73 sehen wir das Diagramm einer Blüthe, wo alle drei Petala Bartbildung besassen. Das mediane eine so starke, dass es völlig einem Sepalum glich, die paarigen eine rudimentäre. Nur vor einem der letzteren Petala war aber ein Stamen ausgebildet. Ein ähnlicher Fall ist S. 91 beschrieben. In den Blüthen, welche die Figuren 14 und 24 illustriren, war das gebärtete Petalum offenbar den andern beiden in der Entwicklung vorausgeeilt, entwickelte sich halb und halb als Glied des äusseren Perigonkreises und verursachte so die Ausbildung einer unvollkommen tetrameren Blüthe. Für die Bildung von Staubblättern und Carpiden auf den gleichen Radien war aber bloss die Stellung und die vorausgreifende Bildung des Petalums massgebend, offenbar nicht die Bartbildung an demselben. Die Correlation, die demnach wirklich vorliegt, muss dann so ausgedrückt werden: **Entwickeln sich Glieder des**

äusseren Perigonkreises blumenblattartig (bartlos), dann zeigen die auf gleichen Radien stehenden Sexualblätter eine kümmerliche Ausbildung, oder gelangen (das eine oder beide) gar nicht zur Entwicklung.

VI. Das Auftreten von Gliedern des inneren Staubblattkreises bei anderen Iris-Arten.

a) Iris germanica L.

In der Reserveabtheilung des botanischen Gartens zu Graz wurde 1881 ein Stock der oben genannten Schwertel beobachtet, der einzelne (ein bis zwei) Glieder des inneren Staubblattkreises an manchen Blüthen zeigte[1]). Das Erscheinen solcher Blüthen wiederholte sich auch in den Jahren 1882, 1883, 1884, 1885, 1887 und 1888; 1886 war der Stock überhaupt sehr armblüthig und alle Blüthen waren normal. Von 1889 ab entfielen die Beobachtungen. Die Zahl der atavistischen Blüthen des Stockes war immer eine geringe, 1884 zwei, 1885, 1887 und 1888 nur eine; doch war der Stock auch im allgemeinen armblüthig, zählte z. B. 1887 im Ganzen sieben, 1888 achtzehn Blüthen. Die atavistischen Blüthen umfassten demnach 1887 vierzehn, 1888 über fünf Procent. Was diesen Stock gegenüber dem Stammstock der Iris pallida, mit den atavistischen Blüthen, und gegenüber den Pflanzen der Vererbungskulturen auszeichnet, ist die Constanz, mit welcher die Glieder des inneren Staminalkreises in Carpiden- (Narben) Gestalt auftraten. Während ferner in den Blüthen des Stammstockes und seinen Descendenten die überzähligen Carpiden in der Regel zur Fachbildung gelangen und fruchtbar sind, erwiesen sie sich bei Iris germanica, trotzdem die Narben so vollkommen ausgebildet schienen wie jene der normalen Fruchtblätter, in der Regel als unfruchtbar und gelangten überhaupt nicht zur Fachbildung. Ich habe dies bereits in den angezogenen Mittheilungen hervorgehoben. Dass indess dieses Verhalten nicht ausnahmslos gilt und

1) Vergl. Mitth. 3, S. 53, Taf. V, Fig. 3 und Mitth. 5, S. 23, Taf. I, Fig. 13.

dass auch bei der in Rede stehenden I. germanica die bei I. pallida als gewöhnlich zu bezeichnenden Verhältnisse eintreten können, zeigte eine 1884 beobachtete Blüthe, wo das vierte, einem Stamen des inneren Kreises entsprechende Carpid auch im Fruchtknoten, der vierfächerig war, zur Geltung kam. Eine Complication des Rückschlages mit einer anderweitigen Anomalie kam nur an der 1888 beobachteten Blüthe vor. Diese zeigte die vorderen, paarigen Glieder des inneren Staminalkreises in Gestalt von Narben ausgebildet, ausserdem war vor einer dieser Narben, an Stelle eines Petalums ein Paar von Petalen vorhanden, eine Erscheinung, welche auch bei Iris pallida an ähnlichen Blüthen wiederholt beobachtet wurde. Vergl. S. 100. Samen konnte ich von den atavistischen Blüthen dieses Stockes nicht erzielen.

b) Iris aurea Lindl.

Ebenfalls in der Reserveabtheilung des botanischen Gartens zu Graz beobachtete ich 1885 bei Iris aurea Blüthen mit Gliedern des inneren Staminalkreises. An zwei Blüthen fanden sich die im Diagramm Fig. 25 wiedergegebenen Verhältnisse. Die Blüthen waren nach Zahl und Vertheilung der Phyllome ganz normal, nur stand vor einem der paarigen Petalen ein 3 cm langes stielrundes, oben röhriges Staminodium, welches als in Folge Rückschlages auftretendes Glied des inneren Staminalkreises aufgefasst werden kann. In den übrigen Blüthen mit Gliedern des inneren Staminalkreises traten nebstbei noch weitere Anomalien auf. Sie bestanden in dem Vorkommen zweier Petala, welche



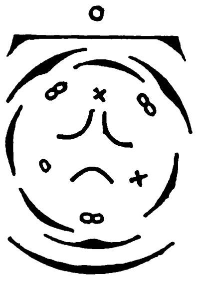
Fig. 25.

sich an Stelle des einen Petalums, das in der normalen Blüthe zwischen zwei Sepala in alternirender Stellung eingefügt erscheint, einschoben. Es ist dies eine Erscheinung, die wir vorausgehend auch für eine Blüthe von Iris germanica hervorgehoben haben und die wir in den Figuren 23 b und d auch für Iris pallida dargestellt finden, nur dass in den letzteren Fällen noch seriale Spaltung der in Folge Rückschlages erscheinenden Glieder vorlag. Drei Blüthen wiesen in der Hauptsache gleiche Verhältnisse auf.

Bei der ersten war der Winkel zwischen den paarigen Sepalen auf 68 Grade (statt 120) verkleinert, während die Winkel, welche diese Sepalen mit dem medianen einschlossen, bedeutend vergrössert waren, 145 und 147 Grade massen. An Stelle der Petala der normalen Blüthe standen jederseits zwei Petala. Der innere Staminalkreis war durch die beiden paarigen Glieder vertreten, welche als wohl ausgebildete Stamina erschienen. Offenbar in Folge der so genäherten Stellung der paarigen Sepala kamen die auf denselben Radien stehenden Staubblätter des äusseren Kreises nahezu in die Mediane zu liegen und waren mit ihren Filamenten verwachsen. Auch deckte dieses Stamen nur eine Narbe, deren Ausbildung aber leicht erkennen liess, dass sie aus der Verwachsung zweier Narben hervorgegangen war. Der Fruchtknoten dieser Blüthe war nur zweifächerig, die beiden Fächer hatten mediane Stellung. Das hintere, bedeutend grössere wurde von den verwachsenen Carpiden gebildet.


Fig. 26.

Von der zweiten Blüthe sei das mit thunlichster Genauigkeit entworfene Diagramm (Fig. 26) beigefügt. Der Winkel zwischen den paarigen Sepalen erscheint verkleinert und beträgt 111 Grade. Ebenso ist auch der Winkel zwischen dem linkseitigen Sepalum und dem medianen auf 114 Grade verkleinert, während jener zwischen dem medianen und dem rechtseitigen Sepalum auf 135 Grade vergrössert ist. Es findet sich nun beiderseits an Stelle des im Normalfalle vorhandenen Petalums ein Petalenpaar vor, obwohl die Raumverhältnisse nur rechts als dafür Ausschlag gebend bezeichnet werden können. Die Petalenpaare rechts und links waren nur unbedeutend kleiner als das mediane. Vor ihnen, alternirend gestellt, stand dann einerseits ein Staminodium mit Staubfachrudimenten, andererseits ein vollkommen ausgebildetes Stamen.


Fig. 27.

In der dritten Blüthe (Fig. 27) standen die paarigen Sepala 90 Grade von einander ab, der normalen Blüthe gegenüber war

dieser Abstand also um 30 Grade verkleinert. Entsprechend nahmen die Winkelabstände zwischen dem medianen Sepalum und den paarigen zu. Der eine dieser Winkel mass 130, der andere linkerseits im Diagramme 140 Grade. Nur links trat an Stelle eines Petalums ein Petalenpaar und zwischen und vor diesem ein Staminodium auf.

Diese Blüthen haben in der Stellung der Sepalen so weitgehende Unregelmässigkeiten gezeigt, welche sehr wohl auch auf die Stellung der Glieder in den übrigen Blattkreisen von Einfluss gewesen sein mochten, dass es fraglich erscheinen könnte, ob man auch hier berechtigt ist die überzähligen Glieder, welche ihrer Stellung nach einem inneren Staminalkreise entsprechen, als in Folge Rückschlages gebildet anzusehen. Meine Auffassung in der Sache ist etwa folgende. Die Anlagen zur Bildung der Glieder des inneren Staminalkreises sind nach unseren Anschauungen über die Vererbung und entsprechend der Nägeli'schen Idioplasmatheorie noch in allen Irideen in grösserer oder geringerer Stärke, für gewöhnlich latent vorhanden. Unter günstigen Bedingungen können sie sogar so weit erstarken, dass die Anlagen sich weiter bilden und reelle, sichtbare Existenz erlangen. Es ist nun durchaus denkbar, dass die Anlagen der Glieder des inneren Staminalkreises in ihrer Entwicklungsfähigkeit von der Gestaltung der Raumverhältnisse auf der Blüthenanlage mit abhängig sind. Aenderungen in den Raumverhältnissen können so unbedeutend sein, dass sie sich der Wahrnehmung zwar ganz entziehen, aber dennoch genügen, um die Anlagen der für gewöhnlich ablastirenden Glieder entwicklungsfähig zu machen. So mag es in jenen Irisblüthen sein, wo die räumliche Vertheilung der normalen Glieder der verschiedenen Blüthenblattformationen vollkommen gesetzmässig erscheint und nur das Auftreten des einen, zweier oder aller Glieder des inneren Staminalkreises uns als ungewöhnliche Bildung entgegentritt. In anderen Fällen sind die Aenderungen in den Raumverhältnissen in die Augen springende und lassen ohne weiteres begreifen, dass sie auf die Entwicklung der Glieder des inneren Staminalkreises begünstigend einzuwirken vermocht haben. Ja, die Verschiebungen in den Raumverhältnissen können so weitgehende sein, dass durch sie für Glieder Platz geschaffen wird (resp. deren Ausbildung veranlasst wird), die gewöhnlich nicht nur fehlen, sondern auch als Rückschlagsbildungen

nicht aufgefasst werden, wenigstens nicht im theoretischen Diagramme der Irideenblüthe als einst vorhandene, dann ausgefallene Glieder, Aufnahme gefunden haben. So liegen die Verhältnisse rücksichtlich der zuletzt besprochenen Blüthen von Iris aurea, wo an Stelle einzelner Petala Paare solcher sich finden. Bezüglich dieser Petalenpaare ist es auch unsicher, ob sie aus ursprünglich gesonderten Anlagen, oder vielleicht durch laterales Dedoublement einfacher hervorgehen; ob sie in Folge der Entwicklung rückgebildeter Anlagen erscheinen, oder neue, früher noch nicht zu reeller Existenz gelangte, nun erstarkte Anlagen repräsentiren.

Dass aber die äusserlich wahrnehmbaren Raumverhältnisse, insbesondere die Vergrösserung oder Verkleinerung, welche die Winkelabstände der Sepalen erfahren, nicht alles erklären, zeigt z. B. die im Diagramme Fig. 26 dargestellte Blüthe. Obwohl der Abstand zwischen dem linken Sepalum und dem medianen von 120 auf 114 Grade verkleinert erscheint, so ist doch auch hier an Stelle eines Petalums ein Petalenpaar gebildet worden und auch hier ein Glied des inneren Staminalkreises zur Ausbildung gelangt. In der, Diagramm Fig. 27, dargestellten Blüthe hingegen ist die Verdoppelung des Petalums und die Ausbildung eines Gliedes des inneren Staubblattkreises nur linkerseits erfolgt, obwohl auch rechterseits der Winkelabstand der Sepalen über das Normale vergrössert erscheint. — Wie wären ferner die Blüthen zu erklären, in denen alle drei Glieder des inneren Staminalkreises auftreten, wenn ihre Entstehung in einfacher Beziehung zur Vergrösserung der Winkelabstände der Sepalen stünde! — Endlich haben wir ausnahmslos weitgehende Näherung der paarigen Sepalen und Vergrösserung des Winkelabstandes, den diese mit dem unpaaren, medianen Sepalum bilden, in den so häufig in den Vererbungskulturen beobachteten zygomorphen „pseudodimeren“ Blüthen. Hier wären Verdoppelung der paarigen Petala und das Erscheinen der paarigen Glieder des inneren Staminalkreises, den gegebenen Raumverhältnissen nach, in erster Linie zu erwarten. Und doch wurde an solchen Blüthen nur einmal (vergl. Fig. 5, S. 72) ein Glied des inneren Staubblattkreises entwickelt vorgefunden.

c) Iris tenuifolia.

An einem Stocke dieser Irisart beobachtete ich 1887 eine Blüthe mit vier Carpiden. Die überzählige Narbe hatte eine Stellung, welche es erkennen liess, selbe vertrete ein Glied des inneren Staminalkreises. Diese Blüthe stimmte völlig überein mit der am Stammstocke der I. pallida, ferner mit den an Pflanzen der Vererbungskulturen, endlich mit den am besprochenen Stocke von I. germanica häufig auftretenden Blüthen, in denen Glieder des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt auftreten.

Jedenfalls zeigen die hier von I. germanica, I. aurea und I. tenuifolia angeführten Fälle von gelegentlicher Bildung einzelner Glieder des inneren Staminalkreises bemerkenswerthe Analogien mit den am Stammstocke der I. pallida und in den Vererbungskulturen beobachteten Blüthenbildungen[1]).

VII. Pseudodimerie als Resultat vorgeschrittener Median-Zygomorphie.

Ch. Morren[2]) hatte einmal den Satz ausgesprochen, dass regelmässige Blüthen nie die Structur einer unregelmässigen erlangen. Es hat sich diese Meinung längere Zeit erhalten und Peyritsch[3]) sah sich deshalb noch 1887 veranlasst, in seinen Vorbemerkungen zu den Referaten über die das Gebiet der Pflanzenteratologie behandelnde Literatur, speciell auf einige Mittheilungen Pippow's[4]) aufmerksam zu machen, welche mehrfache Belege für die Unrichtigkeit des oben bezeichneten Ausspruches Morren's brachten. Ein interessantes Beispiel dieser Art bieten auch die nicht seltenen zygomorphen Irisblüthen, die ich im Vorangehenden als „Vorstufen

1) In Mitth. 5, S. 25 erwähne ich auch das gelegentliche Vorkommen von Gliedern des inneren Staminalkreises bei Crocus vernus Smith. Die Beobachtung wurde an nicht kultivirten Exemplaren gemacht.

2) Journal of Horticulture. 1863. S. 152.

3) Botanischer Jahresbericht. 1877. S. 467.

4) „Ueber zygomorphe Blüthen bei sonst regelmässige Blüthen bildenden Pflanzen" und „Ueber das Auftreten scheinbarer Zygomorphie bei regelmässigen Blüthen". Bot. Ver. der Prov. Brandenburg. 1877.

zur Pseudodimerie" bezeichnet habe, und die in ihrer vorgeschrittensten Ausbildung pseudodimere Blüthen geben. Der Begriff der Pseudodimerie wurde schon in Mitth. 5, S. 20 ff. eingehend erläutert und durch die Figuren 10—12, Taf. I veranschaulicht.

Pseudodimere Blüthen sind solche, welche den äusseren Perigonkreis median stehen haben und die übrigen Wirtel in entsprechender Folge. Diese von der echten Dimerie abweichenden Stellungsverhältnisse kommen dadurch zu Stande, dass solche Blüthen zwar trimer angelegt werden, jedoch durch Näherung und Verschmelzung der paarigen Glieder des Sepalen-, des äusseren Staminal- und des Carpidenkreises, ferner durch Ausfall des unpaaren Petalums, in den vorgeschrittenen Fällen vollkommen das Ansehen einer dimeren Blüthe gewinnen. Zu solchen Blüthen führt eine ganze Reihe von Uebergangsstufen hin, welche die richtige Deutung jener erschliessen, und welche verschiedene Ausbildungsgrade der Zygomorphie vorstellen. Jede dieser Stufen für sich stellt ferner einen Grad vor, bei dem eine Pflanzenart verharren könnte, um ihn constant an ihren Blüthen zu verwirklichen. Alle möglichen Grade bis zur vollkommensten Ausbildung einer pseudodimeren Blüthe wurden im Laufe der Jahre an den verschiedenen Kulturen von Iris pallida beobachtet; die Vorstufen jedoch kommen viel häufiger vor als vollkommene Pseudodimerie[1]).

Als erste Stufe zygomorpher Gestaltung kann z. B. eine in Scheibe III der Vererbungskulturen beobachtete Blüthe angeführt werden, welche zwar die normale Zahl von dreigliedrigen Kreisen aufwies, bei der jedoch die hinteren, paarigen Sepalen so genähert standen, dass sie einen Abstand von nur 102 (anstatt 120) Graden zeigten. In Folge der Näherung der Sepalen sehen wir dann auf einer der nächsten Stufen den Ausfall des medianen Petalums eintreten. Dieser besonders häufig zu beobachtende Fall wird z. B. durch Fig. 5 veranschaulicht, in der allerdings noch insofern ein Schritt weiter gethan erscheint, als der Carpidenwirtel bereits zweizählig, mit medianer Stellung der Glieder, ist (vergl. S. 72; das dritte Carpid war vorhanden, aber verkümmert). Von dem, in der bezeichneten Figur ebenfalls vorhandenen Glied des inneren Staminal-

1) Vorstufen werden auch bei Iris halophila, I. hungarica (Mitth. 5), I. tenuifolia und einer anderen, nicht bestimmten Irisart beobachtet. Auch bei Crocus vernus beobachtete ich eine solche im Vorjahre.

kreises müssen wir absehen. Eine folgende Stufe kann uns das in Fig. 28 gegebene Diagramm darstellen. Die paarigen Sepalen sind zu einem Blatt verwachsen, doch wird an den noch gesonderten Bärten die Doppelnatur leicht erschlossen. Das mediane Glied des Petalenkreises wird natürlich unterdrückt, die beiden paarigen Petalen nähern sich etwas dem transversalen Blüthendurchmesser. Die Staubblätter und Narben sind noch in Dreizahl vorhanden, aber die paarigen Glieder stehen ungemein genähert, unmittelbar rechts und links von der Mediane[1]).

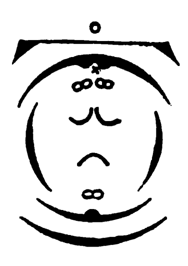


Fig. 28.

Eine nächste Steigerung zeigt uns die Sepalen bereits so verwachsen, dass es genauerer Untersuchung bedarf, um die Doppelnatur des hinteren, oft noch etwas durch bedeutendere Grösse auffallenden Sepalums zu erweisen. Der Bart desselben erscheint verbreitert, oft gegen die Spitze zu noch getheilt. An drei derartigen Blüthen, die in Scheibe III 1887 auftraten, war in dieser Hinsicht eine successive Steigerung zu beobachten. In der ersten besass das aus der Verwachsung zweier Anlagen resultirende Sepalum zwei Bärte, die an ihrer oberen Endigung 10 mm weit von einander abstanden; in der zweiten, wo dieses Doppelsepalum scheinbar einen einzigen Bart hatte, betrug die Entfernung der oben noch vorhandenen Gabeltheile des Bartes nur 2 mm, und in der dritten Blüthe, die sonst die gleichen Verhältnisse zeigte, betrug diese Entfernung gar nur 1 mm. Das mediane Petalum fehlt selbstverständlich auch auf dieser Stufe und die paarigen Petala erscheinen bereits vollkommen transversal gestellt. In solchen Blüthen sind die paarigen Staminalanlagen stets auch verwachsen. Anscheinend findet sich gegenüber dem hinteren Sepalum ein einziges Staubblatt. Oft fällt das starke, dicke Filament dieses Stamens auf, und in der Anthere ist meistens noch nachzuweisen, dass dieselbe aus der Verwachsung zweier hervorgegangen ist. Oft ist die Anthere nach oben hin in zwei Theile gespalten. Ein solches Stamen, wo die Anthere nur im unteren Drittel einfach war und dann sich in zwei leicht bemerkbare Spalt-

1) Oefters kommt es auch vor, dass die Stamina schon verwachsen sind, wenn die Sepalen noch frei bleiben.

stücke gabelte, habe ich in Fig. 12, Taf. I der Mitth. 5 dargestellt. Ein anderes solches Doppelstamen, an dem nur an der Spitze noch eine Theilung bemerkbar wurde, giebt Fig. 10, Taf. I[1]). Aus dieser Abbildung ist ersichtlich, wie offenbar die an der Verwachsungsseite liegenden Antherenhälften der beiden verwachsenden Staubblätter obliteriren und nur die Antherenhälfte der freien Seite sich entfaltet. Es entsteht so durch die Verwachsung ein von dem normalen Staubblatt wenig unterschiedenes, dessen Pollensäcke aber verschiedenen Staubblättern angehören. In Fig. 10 ist unter der Gabelung und an den Gabelästen noch ein Rudiment der anderen, bei der Verwachsung einander zugekehrten Antherenhälften erkennbar. Wie weit aber das aus der Verwachsung zweier Staubblattanlagen entstehende Gebilde die Gestalt eines normalen Stamens zu erreichen vermag, lehrte mich folgender, in einer der Vererbungskulturen im Jahre 1890 beobachtete Fall. Hinten in der pseudodimeren Blüthe stand ein Staubblatt, das anscheinend völlig normal war. Wenn etwas Abweichendes an ihm äusserlich zu beobachten war, wodurch es sich etwa von dem vorn gelegenen Staubblatt unterschieden hätte, so war es einzig das besonders starke Filament und die relativ aussergewöhnliche Breite des Connectivs. Die anatomische Untersuchung freilich ergab noch den deutlichen Hinweis, dass dieses Stamen aus zwei verwachsenen Anlagen entstanden sei. Normaler Weise führt das Filament ein einziges Gefässbündel. Fig. 11, Taf. II giebt den Querschnitt durch den basalen Theil eines solchen Filaments und zwar des vorderen Staubblattes der in Rede stehenden Blüthe. Fig. 10, Taf. II hingegen giebt den Querschnitt durch das Filament des hinteren Staubblattes. Die beiden Gefässbündel und die Verbreiterung des Filaments sind gewissermassen die letzten Merkmale, dass dieses dem gewöhnlichen Staubblatt vollkommen gleichende Gebilde aus zwei Anlagen hervorgegangen ist. Die beiden Gefässbündel verliefen gesondert bis zum letzten Drittel der Anthere, von dort an erschienen sie zu einem Strang vereint. Auch der Querschnitt durch die Anthere lieferte noch Anzeichen der stattgehabten Verwachsung zweier Anlagen (Fig. 9, Taf. II). Wir sehen aus der Abbildung einmal die auffallende Verbreiterung des Connectivs,

1) Das abgebildete Stamen ist aus der Verwachsung zweier genäherter Staubblätter einer tetrameren Blüthe (vergl. S. 72, Fig. 6) entstanden, doch kamen die gleichen Verwachsungsbildungen in pseudodimeren Blüthen öfters vor.

dann die zwei gesonderten Strangspuren. Es fällt aber auch die ungleiche Stärke der beiden Staubblatthälften auf, die uns die Zusammenschweissung des anscheinend einfachen Gebildes aus zwei Anlagen von theilweise verschiedener Qualität andeutet.

Waren in dem Falle noch anatomische Merkmale für die Entstehung des hinteren Stamens in der pseudodimeren Blüthe gegeben, so fehlten in einer pseudodimeren Blüthe, die 1890 in Scheibe II auftrat, auch diese vollständig oder waren mir doch entgangen und nur die Orientirung der Wirtel, zusammengehalten mit den Erfahrungen wie sie andere und insbesondere der letzt erwähnte Fall boten, liefert uns die Berechtigung, diese Blüthe auf eine trimer angelegte, also ihrer Anlage nach nicht dimere, zurückzuführen. Ihrem äusseren Ansehen nach war sie durchaus dimer gebaut, von einer Zusammensetzung der hinteren Glieder aus zweien war weder makroskopisch, noch mikroskopisch etwas zu entdecken — auch das Filament des hinteren Staubblattes hatte ein einziges Gefässbündel. Ich meine, dass dieses Beispiel einer so innigen Verschmelzung zweier Anlagen zu einem anscheinend vollkommen normalen Gebilde für die vergleichende Morphologie werthvoll und lehrreich ist. In den pseudodimeren Blüthen sind natürlich stets nur zwei median gestellte Narben vorhanden. Ob die hintere Narbe stets aus zwei Anlagen durch Verwachsung entsteht oder ob sie manchmal vielleicht aus einfacher Anlage (die Eichler etwa aus „congenitaler Verwachsung" hervorgegangen bezeichnet hätte) sich bildet, konnte ich nicht entscheiden, halte letzteres aber für wahrscheinlich[1]).

Die in den zygomorphen Blüthen der Irisarten sich äussernde Tendenz beruht, wie ich meine, auf inneren Ursachen. Vöchting[2]) hat für viele Monocotylen-Blüthen gezeigt, dass ihre Zygomorphie

---

1) Die hintere Narbe aus pseudodimeren Blüthen, welche ich in Alkohol conservirt hatte, zeigte im anatomischen Bau keine Verschiedenheit (wenigstens keine solche, welche mir aufgefallen ist) von der vorderen. Zwei genäherte Rückenkämme, Besonderheiten im Verlauf resp. in der Zahl der Gefässbündel, Erscheinungen, die zu erwarten waren, konnte ich nicht constatiren. Es spricht dies im Sinne der oben ausgesprochenen Ansicht.

2) Ueber Zygomorphie und deren Ursachen. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XVII. 1886.

auf der Wirkung der Schwerkraft beruhe, und bezeichnet sie als „Zygomorphie der Lage". Ihr gegenüber stellt er die „Zygomorphie der Constitution", welche auf innere Ursachen zurück zu führen ist und der die zygomorphen Irisblüthen zuzuzählen sind.

VIII. Erörterungen zur Erklärung des Rückschlages und seiner Begleiterscheinungen.

Für die Auffassung, dass Glieder, welche in Irideenblüthen an jenen Stellen auftreten, wo die Glieder eines ausgefallenen, inneren Staminalkreises theoretisch angenommen werden, wirklich als Rückschlagsbildungen zu bezeichnen sind, sprechen einerseits morphologische Thatsachen. Diese liefert uns die vergleichende Betrachtung der den Irideen verwandten Familien, als auch jene der bereits in den Vorbemerkungen angeführten Bautypen, welche die Blüthen der verschiedenen Gattungen der Iridaceen und der verschiedenen Irisarten uns zeigen. Andererseits sprechen in demselben Sinne Erscheinungen, welche aus den vorstehend besprochenen Kulturergebnissen hervorzuheben sind, und nicht minder entwicklungsgeschichtliche Momente.

1. Vor Allem ist es eine entwicklungsgeschichtliche Thatsache, dass bei der Entwicklung der Iridaceenblüthen der äussere Staminalkreis früher in Erscheinung tritt als der Petalenkreis[1]). Die verspätete Anlage des Petalenwirtels spricht dafür, dass dieser Wirtel in Rückbildung begriffen sei, was sich sehr wohl mit der theoretisch aufgestellten Forderung nach einem verloren gegangenen, inneren Staubblattkreis reimt. Auch weisen uns die entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen gewissermassen den Weg, auf dem unsere heutigen Iridaceenblüthen entstanden sein werden. Dadurch, dass auf die zunächst angelegten drei äusseren Perigonblätter nicht die alternirenden inneren folgen, sondern die jenen anteponirten Glieder des äusseren Staubblattkreises, erhält die ganze Blüthenanlage eine hervortretend dreistrahlige Form, die aber

1) Von Payer („Organogenie comparée de la fleur", Paris 1857) für die zygomorphe Gladiolusblüthe, von mir in Mitth. 4 für die actinomorphe Irisblüthe nachgewiesen.

schon bei Anlage des äusseren Perigonquirls allein auffällt und deren Wirkung eben ist, dass die in Alternation befindlichen Stellen, an denen die Glieder des inneren Perigonkreises entstehen sollen, in zur Organ- (Blatt-) Bildung ungünstige Lage gerathen. Erst später gleicht sich die durch die Dreistrahligkeit der Blüthenanlage geübte Beeinflussung so weit aus, dass das innere Perigon sich zu entwickeln vermag.

Es wäre auch denkbar, dass der organbildende Höcker, der eine junge Blüthenanlage vorstellt, die Gestalt des sonst bei Blüthenanlagen gewöhnlich mehr oder minder halbkugeligen Scheitels von vornherein aufgäbe und schon bei Anlage des ersten Blattwirtels eine mehr sternförmige Gestalt mit geförderten Radien annähme. So könnte die Möglichkeit zur Anlage alternirender Quirle ganz benommen sein und alle folgenden Blattcyklen müssten anteponirt einander folgen, denn nur auf den geförderten Radien wäre die Anlage neuer Glieder möglich.

Bei den Irideen waren aber sicher die regelmässig alternirenden Cyklen das Primäre, und secundär ist erst die Tendenz zur Ausbildung eines strahligen Vegetationspunktes und damit zur Rückbildung der Glieder auf den mit den Sepalen alternirenden Radien entstanden. Wenn auch die Förderung der Radien, auf welchen die Sepalen stehen, deutlich hervortritt, so kommen die Petala doch in der Regel noch zur Ausbildung und nur der zweite Staminalkreis gelangt in Folge der strahligen Configuration des Vegetationspunktes zum Ausfall. Aber bei gewissen Irideen (Section Apogon) ist es deutlich, dass auch das innere Perigon schon bedeutend reducirt ist und gewissermassen nur durch verkümmerte Organe vertreten ist (vergl. Fig. 7 und 8, Taf. I).

Wenn diese Auffassung richtig ist, dann muss bei Iris Pseudacorus und überhaupt bei den Arten der Section Apogon die geförderte Dreistrahligkeit der Blüthenanlage besonders hervortreten und bei diesen Arten auch ein Auftreten der Glieder des inneren Staminalkreises gewiss seltener (und vielleicht auch gar nicht mehr) vorkommen, als bei den anderen Arten, welche die Petalen noch ansehnlich ausgestaltet zeigen[1]). Auch dünkt es mir sehr wahr-

1) Ich habe die Entwicklungsgeschichte der Blüthe von Iris Pseudacorus noch nicht verfolgt, gedenke aber, da selbe für die vorgetragene Anschauung gewiss bedeutsam ist, gelegentlich solches nachzutragen.

scheinlich, dass bei Iris Pseudacorus und den Dazugehörigen auch die Carpiden bei der Entwicklung der Blüthe früher sichtbar werden dürften, als die Petalen.

In einzelnen Fällen nun kommen als metaschematische Formen Irisblüthen vor, die nur aus anteponirten Cyklen bestehen, die, gewissermassen voraneilend den gegenwärtig herrschenden normalen Verhältnissen, eine Gestalt uns zeigen, der, gewisse Irisarten wenigstens, ersichtlich zustreben. Bei solchen Blüthen dürfen wir annehmen, dass die Anlage eine besonders geförderte strahlige Ausbildung nach dem Auftreten des Sepalenquirls gezeigt haben werde, der zu Folge die Buchten zwischen den Strahlen zur Bildung von Phyllomen nicht mehr geeignet waren. Ich beschrieb eine solche Blüthe, welche bei Ausserachtlassung eines vorhandenen Petalums, nur aus drei anteponirten Cyklen, einem Sepalen-, einem Staminal- und einem Carpidenkreis bestand, im Kosmos[1]) und habe auch dort die Bedeutung einer prägnanten, strahligen Configuration des Vegetationspunktes auseinandergesetzt. Die Verhältnisse bei Iris Pseudacorus, welche sehr zu Gunsten meiner Auffassung sprechen, waren mir aber damals noch entgangen.

Wir können schliesslich sagen: Im Keimplasma der Irideen sind die Anlagen des inneren Staminalkreises und des inneren Perigons geschwächt vorhanden; erstere in einer Weise, dass sie in der Regel keine reelle Existenz mehr erlangen, letztere aber in einer insofern genügenden Stärke, dass sie sich gewöhnlich entwickeln und nur hier und da obliteriren. Ausnahmsweise erstarken aber auch die geschwächten, rückgebildeten Anlagen des inneren Staminalkreises so weit, dass einzelne oder alle noch zu reeller Existenz zu gelangen vermögen. Natürlich wird mit dem Erstarken dieser Anlagen stets auch eine Aenderung in der Configuration der Blüthenanlage parallel gehen.

Im Sinne eines Rückschlages scheinen mir ferner noch zu sprechen:

2. Die erwiesene Vererbbarkeit der Glieder des inneren Staminalkreises auf die Descendenten.

3. Das Erscheinen derselben in tetrameren, dimeren und pseudodimeren Blüthen. Tetramerie, Dimerie und Pseudodimerie sind an

---

1) Mitth. 4.

Irisarten und, wenigstens die ersteren, auch bei anderen Iridaceengattungen häufige Erscheinungen; nie fand ich sie, ausser an den atavistischen Stöcken, gepaart mit der Entwicklung von Gliedern eines inneren Staminalkreises.

4. Die relative Häufigkeit, in der sich Glieder eines Phyllomkreises, der dem inneren Staminalkreis entspricht, bei Irisarten und wie es scheint auch bei anderen Gattungen der Irideen (Crocus, Gladiolus)[1]), beobachten lassen.

5. Ist von allen Bildungsabweichungen an den Blüthen der Iris pallida das Erscheinen der Glieder eines inneren Staminalkreises die häufigste und permanenteste, woraus die grössere Wichtigkeit dieser Bildung und seine phyletische Bedeutung hervorgeht[2]).

6. Endlich ist der Rückschlag, welchen die Irideenblüthen in Folge des Erscheinens der Glieder des inneren Staminalkreises vorführen, ein Rückschlag auf eine jedenfalls nicht weit zurückliegende Organisationsstufe, die überdies offenbar in Folge einer Anpassung verlassen wurde. Es erscheint also ein solcher Rückschlag durchaus nicht unwahrscheinlich. Vergl. Nägeli l. c. p. 187.

Die Deutung der auftretenden Glieder eines inneren Staminalkreises bei Iris als Rückschlagserscheinung wird nun scheinbar dadurch erschwert, dass oft gleichzeitig mit jenen oder auch bei Fehlen derselben, weitere Abweichungen im Blüthenbau auftreten. Mir scheint nun über diese Schwierigkeit die Erwägung hinwegzuhelfen, dass wir uns die Constitution von Individuen, welche Rückschlagserscheinungen aufweisen, erschüttert, den Complex der im Idioplasma vorhandenen Anlagen, der entfaltungsfähigen (entfaltungssteten und — vagen) und entfaltungsunfähigen, aus ihrer gesetzmässigen, normalen Verknüpfung und gewissermassen in Verwirrung gebracht, vorstellen müssen. Dieser Umstand ist es, der das Hervortreten latenter Anlagen, sowohl solcher, welche im Rückgang, als solcher, welche im Entstehen begriffen sind, begünstigt. Das Auftreten von Rückschlagserscheinungen spricht eben für das Vorhanden-

1) Röper hat ein Glied des inneren Staminalkreises bei Gladiolus floribundus hort. beobachtet. Botan. Ztg. 1852, S. 190.

2) Nägeli l. c. p. 515 „Von Seite der Erfahrung ist von zwei Merkmalen stets demjenigen die grössere Wichtigkeit zuzuerkennen, welches die grössere Permanenz besitzt."



sein eines solchen Zustandes, ja dieser ist gewissermassen Voraussetzung und Ursache des ersteren. Desshalb, weil mit der Kreuzung eine Erschütterung der idioplasmatischen Constitution verbunden ist, sind ja Rückschläge bei Kreuzungen so häufig und variiren Bastarde so stark[1]).

Nun wissen wir freilich nicht, was die erschütterte Constitution des Idioplasmas bei dem Stammstocke der Iris pallida bedingt. Dass der Stammstock derselben ein verkappter Bastard wäre, ist zwar möglich, dafür könnte ich die leicht zu beobachtende Thatsache geltend machen, dass an den Pflanzen ein luxurirendes Wachsthum, insbesondere die Bildung zahlreicher und besonders grosser Blätter bemerkbar war[2]), hingegen spricht theilweise gegen die Bastardnatur die Fruchtbarkeit des Stammstockes und seiner Descendenten, wenn deren Blüthen gegenseitig bestäubt wurden. Auch habe ich kürzlich eine sehr interessante Rückschlagsbildung bei Cypripedilum Calceolus beschrieben[3]), die mir besonders desshalb werthvoll erscheint, weil selbe an der in wildem Zustande befindlichen Pflanze auftrat und weil hier an eine Kreuzung als Ursache des Rückschlages unmöglich gedacht werden kann, da wir keine zweite Cypripedilumart in unserer Flora haben. Der Rückschlag selbst fordert aber hier, wie bei Iris pallida die Annahme einer gewissen Erschütterung der Constitution des Keimplasmas[4]). Diese müssen wir vorläufig einfach als Thatsache hinnehmen.

---

1) Nägeli sagt l. c. S. 24 „Zu den Ursachen, welche Anlagen von geringer Stärke (noch im Entstehen oder schon im Verschwinden begriffene) zur Entwicklung veranlassen, gehört namentlich die Kreuzung.“ Und S. 207 „dass die Kreuzung die Entwicklung von verborgenen Eigenschaften befördert, ist begreiflich. Bei der Vereinigung zweier Systeme von verschiedener idioplasmatischer Anordnung müssen nothwendig Verschiebungen zwischen den Mycellgruppen vorkommen, wodurch die Erregungsfähigkeit und in Folge davon die Entfaltungsfähigkeit derselben bald vermehrt, bald vermindert wird, so dass einzelne entfaltungsstete oder entfaltungsholde Anlagen zu entfaltungsunfähigen und andererseits entfaltungsunfähige oder entfaltungsscheue zu entfaltungssteten werden.“

2) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874, S. 892.

3) Oesterr. botan. Zeitschrift. Jahrg. 1891, Nr. 2.

4) Kölliker (Das Karyoplasma und die Vererbung, Zeitschr. f. wiss. Zoolog., 1886) bringt die Missbildungen in Zusammenhang mit Abweichungen der Befruchtungszellen. „Die normale Entwicklung ist an eine bestimmte typische Beschaffenheit der Befruchtungskörper gebunden; Abweichungen vom Typus der

Wenn man das Material, welches die Vererbungskulturen und die Beobachtungen am Stammstocke über die abweichenden Blüthenbildungen geben, genau verfolgt, so wird man zu dem Resultate kommen, dass dieselben zum grossen Theil vererbte sind. Es weist das darauf hin, dass eine bedeutende Zahl von latenten Anlagen, seien es in Rückbildung, seien es im Entstehen begriffene, in Folge der Erschütterung der Constitution des Keimplasmas Gelegenheit finden, sich zu reeller Existenz zu entfalten. Sichten wir dieselben, so können einzelne als gleichfalls unter den Begriff der Rückschlagsbildung einbeziehbar erscheinen.

Als Rückschlag, der aber weiter zurückgreift, lässt sich die Vermehrung der Phyllome einzelner Wirtel, so das häufigere Erscheinen einer vermehrten Zahl von Petalen an den Blüthen von Iris pallida, oder Vermehrung der Gliederzahl mehrerer Wirtel, Tetramerie und Pentamerie deuten. Nach Nägeli ist es wahrscheinlich, dass eine bestimmte Zahl von Blüthenphyllomen für eine Art erst allmählich zu Stande kam, dass zunächst eine grössere Zahl gebildet wurde und erst successive eine Reduction eingetreten ist. Ueberhaupt sind nach Nägeli (l. c. S. 486) „alle Quirle aus einer ununterbrochenen, gleichförmigen Spirale entstanden, deren Blätter gruppenweise zu Quirlen vereinigt blieben, wobei das Alterniren der Quirle als mechanische Folge klar vorliegender Ursachen zu deuten ist."

Ferner S. 497: „Die cyklischen Blüthenphyllome erscheinen zuerst in grösserer und unbestimmter Quirlzahl und werden dann auf eine bestimmte oder gesetzmässige Zahl von Quirlen reducirt." Auf diese Entwicklungsstufe ist die typische Liliiflorenblüthe, der das theoretische Diagramm der Irideen entspricht, gelangt; es ist

---

Art, geringerer Grade, erklären sich aus kleinen Variationen derselben. Treten grössere Abweichungen vom normalen Baue im männlichen und weiblichen Vorkern auf, so können dieselben zu Missbildungen aller Art, zu Aenderungen im Bau der verschiedensten Organe Veranlassung geben; solche Störungen vererben sich dann in vielen Fällen, ebenso wie die typischen normalen Eigenthümlichkeiten der Variationen. Welcher Art die abnormen Zustände der Befruchtungskörper sind, die pathologische Zustände erzeugen, wissen wir nicht, immerhin kann hervorgehoben werden, dass schon die bisherigen Erfahrungen eine gewisse Zahl von Variationen und Abweichungen an denselben aufgedeckt haben." (Citirt nach Ziegler „Die neusten Arbeiten über Vererbung und Abstammungslehre und ihre Bedeutung für die Pathologie. 1889."

die „nomocyklische“ Blüthe Nägeli's. „Eine weitere Reduction führt eine Verminderung ohne Stellungsänderung herbei“, so dass bei Ausfall eines Quirls oder mehrerer Anteposition von Cyklen eintritt. Auf dieser „oligocyklischen“ Stufe stehen unsere heutigen Irideen und schreiten zum Theil in derselben Richtung in Folge des in Rückbildung begriffenen Petalencyklus vor.

Es lassen sich also jene überzähligen Petalen und gelegentliche Tetramerie und Pentamerie als Rückschläge auf Vorstufen auffassen, welche die Irideenblüthe durchlaufen hat, bis sie zu dem heute normalen Baue gelangte.

Ebenso kann das Auftreten eines Bartes an den inneren Perigonblättern und die rudimentäre Ausbildung oder das Fehlen eines solchen an Gliedern eines äusseren Perigonblattes als Rückschlag aufgefasst werden. Das Perigon ist ja wesentlich durch Anpassung entstanden [1]) und hat dem entsprechend schon innerhalb der Gattung Iris die verschiedenartigste Ausbildung erfahren. Als das Ursprüngliche dürfen wir wohl ein solches ohne Bart ansehen, das in gewissen Sectionen ja auch heute noch besteht. Für die Sectionen, welche Bartbildung besitzen, ist es aber wahrscheinlich, dass die Bartbildung anfänglich an allen Perigonblättern bestand, und dass erst später eine Differenzirung dahin eintrat, dass die Blätter des einen Cyklus die Bartbildung behielten, die andern sie aufgaben. In der Section Hexapogon [2]) mit Iris falcifolia Bunge ist so zu sagen der ältere Typus der bebärteten Irideen noch erhalten, da bei dieser die äusseren und die inneren Perigonsegmente bebärtet sind.

Andere der Bildungsabweichungen repräsentiren gewissermassen „Zukunftsbilder“, stellen das Durchdringen und Sichtbarwerden von Bautypen vor, die in der Regel nur latent im Idioplasma vorhanden sind und nur unter besonders günstigen Bedingungen schon reelle Existenz zu erlangen vermögen. Jeder Forscher, der sich mit Studien, ähnlich denen, welche diese Arbeit enthält, beschäftigt hat, ist zu der Annahme gelangt, dass Bildungsabweichungen theils „Rückschlagserscheinungen“ zu früheren Bautypen, theils Variationen, welche voraneilend, den gegenwärtigen Typus in seiner künftigen

---

1) Nägeli l. c. S. 506.

2) Nach G. Baker, A Synopsis of the known species of Iris. Gardener's Chronicle, 1876 (Referat im Botan. Jahresb.).

Ausgestaltung zeigen, uns vorführen. Ich habe dieser Auffassung schon in Mitth. 4[1]) Ausdruck gegeben. Nägeli steht ohne Zweifel auf gleichem Standpunkte. Peyritsch[2]) äussert sich, nachdem er die Wahrscheinlichkeit von Anomalien hervorgehoben hat „die ein, wenn auch nicht ganz getreues, Ebenbild ausgestorbener Gebilde darstellen", „aber ebenso wahrscheinlich ist es, dass auch Vorläufer späterer, künftiger Bildungen unter denselben vorkommen." Und Ziegler[3]) sagt, indem er eine Arbeit von Wiedersheim (Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit, Freiburg i. B. 1887) referirend bespricht „Ein Theil der Variationen lassen sich als progressive Bildungen auffassen, andere sind als Rückbildungserscheinungen anzusehen, noch andere sind als Rückschläge auf eine primitive Stufe zu deuten."

Als solche, in Folge von Rückbildung einzelner Anlagen auftretende Blüthenformen, die gewissermassen als Typen möglicher Weitergestaltung der Irideenblüthe erscheinen, sind zu bezeichnen: 1. Die dimeren Blüthen. Bei diesen ist die Reduction der Gliederzahl in den Quirlen fortgesetzt; sie kommen bei den meisten Liliifloren als häufige Ausnahmsbildungen vor, ohne viel Aussicht „herrschend" zu werden. Doch sind sie als regelmässige Bildungen z. B. bei Smilaceen bekannt und sind wohl auch hier aus der Reduction mehrzähliger Blüthen hervorgegangen. 2. Die schon auf S. 133 besprochenen Blüthen, bei denen der innere Perigonkreis ausfällt und die uns voraneilend jenen Typus vorstellen, welchem die Angehörigen der Gruppe Pseudacorus in der Section Apogon zustreben. 3. Alle Uebergangsstufen zur „Pseudodimerie", die uns eine Art der Umgestaltung der actinomorphen Irisblüthe in eine zygomorphe vor Augen führen. Das verhältnissmässig häufige Ausfallen des hinteren Petalums bei den verschiedenen Irisarten, lässt uns mit einiger Berechtigung sagen, dass die Anlage dieses Petalums in Rückbildung begriffen sei und zwar in einem höheren Masse als die Anlagen der vorderen, paarigen Petalen. Es scheint so die Möglichkeit gegeben, dass früher oder später dieses Petalum in

---

1) p. 253.

2) Ueber Pelorienbildung, Sitzber. d. Wiener Akad., Bd. LXVI, 1872, S. 26.

3) Die neusten Arbeiten über Vererbung und Abstammungslehre und ihre Bedeutung für die Pathologie. Tübingen 1889. S. 407.

einer oder der andern Art, constant nur als latente Anlage gebildet werden wird.

Wir haben S. 136 die Umwandlung der „nomocyklischen" Blüthe in die „oligocyklische" verfolgt. In dieser gehen endlich Veränderungen vor sich, wie sie die „Vorstufen zur Pseudodimerie" uns zeigen, Veränderungen, die Nägeli[1]) mit den Worten charakterisirt „Endlich besteht eine Art des Schwindens darin, dass aus den vollständigen Quirlen ein oder mehrere Elemente verloren gehen, was gewöhnlich mit einer starken Ausbildung der Dorsiventralität der Blüthe zusammenhängt."

Ich habe schon betont, dass verschiedene Bildungsabweichungen, die wir an den Irisblüthen in den vorstehenden Abschnitten verfolgt haben, ererbt seien. Ja, ich bin geneigt, noch weiter zu gehen und zu sagen: alle sind ererbt. Ich fusse dabei vollständig auf dem Weismann'schen Satze[2]) „Es kann nichts an einem Organismus entstehen, was nicht als Disposition in ihm vorhanden gewesen wäre, denn jede „erworbene" Eigenschaft ist nichts als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten Reiz." Um jedoch klar zu sein, muss ich weiter ausholen. Durch die Vererbungskulturen ist erwiesen, dass die Glieder eines inneren Staminalkreises auf die Descendenz vererbt werden und wir werden nicht zweifeln, dass die Fähigkeit, jene Glieder auszubilden, auch der Stammstock durch Erbschaft übernommen habe. S. 93 wird das Auftreten einer „pseudodimeren" Blüthe in einer Kultur über Vererbung in zweiter Generation erwähnt; die Kultur stammt von Scheibe III ab, in welcher diese Bildungsabweichung häufig auftrat. Man wird wohl auch hier auf Vererbung schliessen dürfen. Und wenn am Stammstocke solche Blüthen nicht beobachtet wurden, so sind sie dort eben nicht zur Ausbildung gekommen, latent wird aber die Fähigkeit zur Bildung solcher Blüthen auch am Stammstocke vorhanden gewesen sein. Wir haben ferner am Stammstocke auch eine Blüthe mit Apostasis eines Sepalums gefunden, wie solche in Scheibe III der Vererbungskulturen wiederholt auftraten; und obwohl die Pflanzen dieser Scheibe bestimmt nicht aus Samen von Blüthen gezogen wurden, welche „Apostasis" gezeigt haben, so

---

1) a. a. O. S. 501.

2) Die Continuität des Keimplasmas. Jena 1885. S. 7.

werden wir nicht zweifeln, dass die Disposition zur Ausbildung derartiger Blüthen vom Stammstocke auf die Pflanzen der Scheibe III vererbt sei. Ebenso halte ich die Schwankungen bezüglich rudimentärer oder mangelnder Bebärtung der äusseren Perigonabschnitte und der eventuellen Bartbildung an inneren Perigonblättern für vererbt und im Sinne dieser Auffassung spricht z. B. die grosse Constanz mit der in Scheibe I jährlich Blüthen mit fehlender oder rudimentärer Bartbildung an den Sepalis erschienen.

Doch kehren wir zu den Fällen von „Apostasis" zurück. In den Diagrammfiguren 15—18 sind verschiedene Ausbildungen solcher Blüthen gegeben, und ich erwähne das Vorkommen von theils noch complicirteren Fällen, die diagrammatisch kaum darstellbar waren, theils von solchen geringer abweichender Gestaltung, die eigentlich nur in der unbedeutend tieferen Insertion eines Sepalums bestanden. Wie ist nun die Vererbung von „Apostasis" zu verstehen? Ist in dem Keimplasma, das eine solche Blüthenanlage enthält, schon vorgezeichnet, welche sagen wir der z. B. in den Diagrammen Fig. 15—18 gegebenen Bildungsformen erscheinen wird? Ich meine gewiss nicht — ererbt ist nur die pathologische Disposition zur vorzeitigen Entwicklung einzelner Glieder, die spätere Ausgestaltung, das Wieviel und die Stellung der Phyllome, welche die Blüthe schliesslich bilden werden, ist, wie ich meine, von äusseren Ursachen abhängig. Hier wirken Ernährung, Druck der benachbarten Blüthenanlagen, Schwankungen in der Temperatur und dadurch Unterbrechungen in der Fortführung der Blüthenentwicklung, das Maass von Vorrath an Baustoffen, welche für die Gestaltung der bestimmten Phyllomarten nothwendig sind, ein. Freilich entwickeln sich auch dann nur Anlagen, welche im Keimplasma gegeben sind, aber entfaltungsfähige (stete und vage) und gewöhnlich entfaltungsunfähige durch einander, welche eben relativ günstigere Bedingungen zur Entfaltung finden. Ich glaube, dass auf solche Pflanzen, deren idioplasmatische Constitution so hochgradig erschüttert ist, wie bei denen meiner Iriskulturen, auch äussere Einflüsse sehr leicht einwirken und Missbildungen hervorrufen, die den Charakter des Pathologischen mehr oder minder an sich tragen. Aber die metaschematischen Blüthen bilden in Folge dessen nicht etwa neue Organe, sondern sie benützen Anlagen solcher, die bereits vorhanden, gegeben sind. Wahrscheinlich ist es mir, dass Störungen

durch Unterbrechung der Blüthenentwicklung sehr häufig zu Missbildungen führen. So weit ich Erfahrung gewann, als ich s. Z. es versuchte, die Entwicklungsgeschichte des inneren Staubblattkreises am Stammstocke der Iris pallida[1]) zu studiren, beginnt an einzelnen Blüthenanlagen die Entwicklung des ersten Blattcyklus und vielleicht ausnahmsweise auch weiterer schon im Herbste. Durch die hereinbrechende Kälte des Winters wird sie sistirt, beginnt mit der Frühlingswärme wieder, kann aber hier durch Temperaturrückschläge wiederholt unterbrochen werden. Waren nun von vornherein kleine Unregelmässigkeiten bei der Anlage des ersten Blattcyklus vorhanden, so meine ich, können die späteren Störungen, wenn man die ohnehin erschütterte Constitution des Keimplasmas im Auge behält, zu weitgehender monströser Ausgestaltung führen. Ebenso kann, wenn die Blüthenanlage im Herbste stattfindet, durch das Uebersetzen der Stöcke eine Störung in der Blüthenbildung und dadurch monströse Ausgestaltung der Blüthen hervorgerufen werden. Ich habe diesbezüglich nur einen Versuch gemacht und wurde an der Weiterführung desselben und der Anstellung solcher in grösserer Zahl durch die Uebersiedelung nach Innsbruck gestört. Das Resultat jenes einen Versuches, das mir denn doch nicht ganz belanglos scheint, theile ich in der Anmerkung mit[2]). Derartige, vielfach variirte Versuche und langjährige Beobachtung der Erscheinungen

---

1) Mitth. 2.

2) 1887 wurde eine Scheibe, besetzt mit Pflanzen von Iris pallida, welche in der Reserveabtheilung des botanischen Gartens zu Graz stand, während der Blüthezeit genau beobachtet. Es ergab sich, dass alle Blüthen normal waren. Von früher her war mir bekannt, dass vereinzelt dimere Blüthen auf den Pflanzen vorgekommen waren. Am 17. October wurde der Stock an einen entfernten Ort übersetzt und wurden dabei absichtlich die an der Peripherie vorragenden Wurzeln mit der Schaufel stark zugestutzt. Während der Blüthezeit im Sommer 1888 wurden 47 Blüthen gezählt, darunter 41 normale und 6 (über 14 %) abnorme. Die Abnormitäten bestanden allerdings nur in verkümmerter oder unterbliebener Entwicklung einzelner Phyllome. Schon unter den, den normalen Blüthen zugezählten waren in zwei Blüthen die Stamina etwas verkrüppelt. Die den abnormen zugezählten wiesen folgende Verhältnisse:

1. Ein Sepalum, etwas unvollständig entwickelt, ebenfalls eine Narbe (nur halbseitig entwickelt) auf demselben Radius. Ferner ein Staubblatt und ein Petalum kümmerlich ausgebildet.

2. Das Stamen unter der rechtsseitigen der paarigen Narben fehlt.

3. Die linksseitige der paarigen Narben verkümmert, nur halbseitig ausgebildet.

monströser Pflanzen werden uns die Wirkungen äusserer Ursachen und diejenigen innerer mehr und mehr unterscheiden und auch den Grad erkennen lassen, in wie weit Bildungen, welche auf inneren Ursachen beruhen, durch äussere Bedingungen beeinflusst werden können. Sie werden auch zur Klärung der Frage über die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften beizutragen vermögen. Wie gering und wenig feststehend unsere Kenntnisse in Bezug auf diese Frage noch sind, beweist am besten, dass unter den Zoologen, bei denen in den letzten Jahren dieses Thema modern geworden war, die extremsten Anschauungen walten. Weismann[1]) bestreitet die Vererbung erworbener Abänderungen vollends und führt die erblichen Abänderungen auf primäre Keimesvariationen zurück, während Eimer[2]) in den physikalisch-chemischen Veränderungen, welche die Organismen während des Lebens durch Einwirkung der Umgebung erfahren und welche sie vererben, das erste Mittel zur Gestaltung der Mannigfaltigkeit der Organismenwelt und zur Entstehung der Arten erblickt.

---

4. Scheinbar nur zwei Narben. Die paarigen sind in der Mediane verwachsen, doch so, dass die papillösen, bestäubungsfähigen Narbenläppchen getrennt blieben. Die Anthere eines der paarigen Staubblätter war rudimentär.

5. Das Stamen unter der linksseitigen der paarigen Narben nur als Staminodium vorhanden, in der Form eines spitz endigenden, kurzen Filamentes.

6. Ein sehr verkrüppeltes Stamen unter der rechtsseitigen der paarigen Narben.

1) Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena 1886, und in vielen anderen Veröffentlichungen.

2) Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena 1888.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Kapsel, gezogen aus einer Irisblüthe mit vier Narben. Die obere Hälfte der Kapsel ist weggeschnitten; das kleinste Fach entspricht dem überzähligen Carpid.

Fig. 2. Kapsel, entstanden aus dem Fruchtknoten einer Irisblüthe mit fünf Narben. Bei f ein kleines Fach, der mit k bezeichnete Kamm zeigt das fünfte Carpid, das zur Fachbildung nicht gelangte.

Fig. 3. Ein Sepalum, aus dessen Mediane ein petaloider Ueberspreitungslappen vorspringt. An der Basis sieht man den basalen Theil von dem Filamente des anteponirten Staubblattes (halbe Grösse).

Fig. 4. Ein monströses Stamen; unterhalb der Anthere zweigt von dem Filamente ein pfriemlicher, petaloider Zipf ab (nat. Grösse).

Fig. 5. Eine Narbe, die ein Glied des inneren Staminalkreises vertrat. In der Mediane sieht man Pollen führende Wülste vorspringen (nat. Grösse).

Fig. 6. Ein Querschnitt durch die in Fig. 5 dargestellte Narbe, geführt in der Höhe des dort gezeichneten Pfeiles (1,8 mal vergrössert).

Fig. 7. Zwei innere Perigonblätter von Iris Pseudacorus (nat. Grösse).

Fig. 8. Ein äusseres Perigonblatt von Iris Pseudacorus (nat. Grösse).

Fig. 9. Monströse Blüthe von Iris pallida. Ein Sepalum entspringt unterhalb der Perigonröhre, am oberen Drittel des Fruchtknotens. Zwei Petala sind oberhalb der Basis weggeschnitten (nat. Grösse).

Fig. 10. Ein aus der Verwachsung zweier Anlagen entstandenes Staubblatt einer pseudodimeren Blüthe.

Fig. 11. Eines der getheilten Glieder (zw) aus dem Diagramm Fig. 1, Taf. II, von der Seite gesehen; der linke, narbenartige Theil ist an seinem oberen Ende vom Schnitte noch nicht tangirt (20 mal vergrössert).

Fig. 12. Ein auf gleiche Weise entstandenes Doppelstamen, wie das in Fig. 10 abgebildete ($1\frac{1}{2}$ mal vergrössert).

Tafel II.

Fig. 1. Durchschnitt einer ziemlich vorgeschrittenen Blüthenanlage, welche alle Glieder des inneren Staminalkreises enthält; n (normale, dem äusseren Staminalkreis anteponirte Narben), n_1 (Narbe an Stelle eines Stamens des inneren Kreises), zw (getheilte Glieder an Stelle zweier Staubblätter des inneren Kreises). 20 fach vergrössert.

Fig. 2. Ein Glied des inneren Staminalkreises von zwitteriger Ausgestaltung. Im unteren Theil sind oberhalb des Filaments die Antherenhälften vorhanden, nach oben gehen sie in einen Narbenlappen über (nat. Grösse).

Fig. 3. Eine Blüthe von Iris pallida, welche alle drei Glieder des inneren Staminalkreises in Carpidengestalt entwickelt hatte. Zwischen dem medianen

Sepalum und dem rechten der paarigen sind abnormer Weise zwei Petalen vorhanden (nat. Grösse).

Fig. 4. Der Fruchtknoten (Fr) einer ähnlichen Blüthe, wie sie in Fig. 9 Taf. I dargestellt ist. Die Blüthe ist unterhalb der Endigung der Perigonröhre weggeschnitten. Am Grunde des Fruchtknotens zweigt das apostatische Sepalum ab. Die Blüthe war erst dem Aufblühen nahe ($^1/_2$ nat. Grösse).

Fig. 5, 6 und 7. Petaloide Umgestaltung von Staubblättern. In Fig. 5 nur rechts noch ein pollenhaltiger Wulst. In Fig. 6 linkerseits die Antherenhälfte noch ziemlich erhalten. In Fig. 7 die beiden unteren Antherenhälften erhalten, gehen nach oben hin aber in petaloide Lappen über. (Fig. 5 und 6 in $^2/_3$ nat. Grösse, Fig. 7 in halber Grösse.)

Fig. 8. Fruchtknotenquerschnitt durch eine wahrscheinlich in Folge von Synanthie entstandene Blüthe (nat. Grösse).

Fig. 9. Querschnitt durch den Antherentheil eines Staubblattes, welches aus der Verwachsung zweier Anlagen hervorgegangen ist. Die Doppelnatur tritt in den zwei vorhandenen Gefässsträngen und in der ungleichen Stärke der beiden Antherenhälften hervor. Die fibrösen Zellen sind durch Schraffirung angedeutet. (7 mal vergrössert.)

Fig. 10. Querschnitt durch das Filament des gleichen Staubblattes (6 mal vergrössert).

Fig. 11. Querschnitt durch das Filament eines normalen Stamens (6 mal vergrössert).

Beiträge zur Physiologie des Collenchyms.

Von

Jonas Cohn.

Einleitung.

Das Collenchym war lange das Stiefkind der Gewebelehre[1]. Das Interesse für dasselbe erwachte erst, als Schwendener in seinem Werke „Das mechanische Princip im anatomischen Baue der Monokotylen etc." 1879, seine Function untersuchte und nachwies, dass das Collenchym das Skelettgewebe wachsender Pflanzentheile sei. Dieser Gedanke fand seine Fortbildung und experimentelle Bestätigung durch Ambronn (a. a. O.), der zugleich nachwies, dass die bisher unter dem Namen „Collenchym" zusammengefassten Gewebe keine entwicklungsgeschichtliche, wohl aber eine anatomisch-physiologische Einheit darstellen.

Schon vorher, im Jahre 1879, hatte die niederländische Akademie das Studium des Collenchyms als Preisaufgabe gestellt. Der Preis wurde E. Giltay ertheilt. Dieser veröffentlichte die

1) In Bezug auf die älteren Angaben über das Collenchym finden sich einige Notizen bei Ambronn: „Ueber die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms." Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XI. S. 511. 1881. cfr. auch A. de Bary: Vergleichende Anatomie etc. S. 126 u. 127. 1877.

Hauptresultate seiner Forschungen 1883 in den Arch. Néerl.[1]) Seine Arbeit beschäftigt sich nach einander mit dem optischen Verhalten, dem Membranwachsthum, dem Wassergehalt, den mikrochemischen Reactionen, den Inhaltsbestandtheilen, der Vertheilung und den Formen des Collenchyms. Die mit einer ehrenvollen Erwähnung belohnte Arbeit von C. van Wisselingh[2]) dagegen bewegt sich vollkommen auf morphologischem und entwickelungsgeschichtlichem Gebiet und fällt daher nicht in den Rahmen dieser Betrachtung.

In neuerer Zeit wurde mehrfach der Versuch gemacht, für das Collenchym ausser seiner Bedeutung für den mechanischen Aufbau und der relativ geringen Betheiligung am Assimilationsprocess eine weitere Function nachzuweisen. Bokorny[3]) schrieb ihm die Fähigkeit der Wasserleitung zu. Diese Behauptung wurde von Strasburger[4]) entschieden bekämpft. Carl Müller[5]) dagegen meinte, das Collenchym als wasserspeicherndes Gewebe in Anspruch nehmen zu dürfen. Der letztere gab gleichzeitig eine auf rein morphologischen Principien beruhende Eintheilung der Collenchymsorten und wies auf die grosse Mannigfaltigkeit in den Formverhältnissen dieses Gewebes hin.

Die folgende Arbeit wird sich zunächst mit Bokorny's Behauptung einer Wasserleitung im Collenchym beschäftigen. Es wird dann der Wassergehalt der Collenchymmembran festgestellt und mit dem anderer Zellhäute verglichen werden. Endlich soll die Frage nach der functionellen Bedeutung dieses Wassergehaltes

1) E. Giltay: Sur le Collenchyme. Archives Néerlandaises T. XVII. 1883. Eine vorläufige Mittheilung gab Giltay schon 1881 in der Botanischen Zeitung, Bd. XL, S. 153 unter dem Titel „Einiges über das Collenchym".

2) Contribution à la connaissance du collenchyme. Archives Néerlandaises. T. XVII.

3) I. Die Wege des Transpirationsstroms in der Pflanze und
II. Weitere Mittheilung über die wasserleitenden Gewebe. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XXI. 1890.
III. Das Wasserleitungsvermögen des Collenchymgewebes. Biologisches Centralblatt. 1890. Bd. X.
künftig citirt als Bokorny I, II, III.

4) Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. 1891. bes. S. 557 ff.

5) Ein Beitrag zur Kenntniss der Formen des Collenchyms. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. VIII. S. 150. 1890.

erörtert werden. Dabei wird auch Müller's Ansicht, dass das Collenchym ein wasserspeicherndes Gewebe sei, in Erwägung gezogen werden müssen. Endlich sind auch die verschiedenen Ansichten, die über das Zustandekommen des eigenthümlichen Bildes, welches das Collenchym darbietet, aufgestellt wurden, kurz zu besprechen.

Es erscheint nicht unpassend, an dieser Stelle dasjenige, was bis jetzt an sicheren Kenntnissen über das Collenchym erlangt ist, kurz zusammen zu stellen:

Morphologisch betrachtet, ist das Collenchym charakterisirt durch ungleichmässig verdickte Zellwände. Die Verdickungen sind entweder auf die Ecken beschränkt, oder es sind ganze Seiten, gewöhnlich bei einer tangentialen Reihe dieselbe Seite, verstärkt. Selten sind die Zellen gleichmässig verdickt. Im Querschnitt gewährt das Collenchym besonders dadurch ein eigenthümliches Bild, dass die sogenannte Zwischenzellschicht nicht oder nur sehr schwach hervortritt. Die Verdickungen wirken in Folge dessen als einheitliche Masse, sie sind es, die zuerst in die Augen fallen, während beim Bast die einzelnen Zellen scharf hervortreten. Die verschiedenen Formen des Collenchyms sind von Carl Müller unterschieden und benannt worden. Die Schichtung ist selten deutlich sichtbar, nur im Innern der Verdickungsmassen hebt sich häufig eine graue wasserreiche Substanz schärfer ab.

Die Zellen sind meist mehr oder minder lang gestreckt; es finden sich in dieser Beziehung alle Uebergänge zwischen parenchymatischem und bastähnlichem Collenchym. Die Poren sind meist longitudinal gestellt oder kreisrund.

Entwickelungsgeschichtlich bilden die als „Collenchym“ zusammengefassten Gewebe keine Einheit, wohl aber physiologisch, indem durchweg die mechanische Festigung, besonders während des intercalaren Aufbaues, als ihre Function erscheint. Sowohl die Vertheilung in der Pflanze als auch die von Ambronn zuerst festgestellten mechanischen Eigenschaften, grosse Dehnbarkeit bei geringer Elasticität, sind dieser Bedeutung des Gewebes angemessen. Ebenso ist als nothwendige Anpassung an die Function des Collenchyms anzusehen, dass die Zellen lebend, d. h. wachsthumsfähig, bleiben.

I. Die Frage der Wasserleitung im Collenchym.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, behauptet Bokorny (I, II), dass das Collenchym an der Wasserversorgung der Pflanze betheiligt sei, und dass das Wasser in der Membran und nicht im Lumen der Zellen sich bewege. Diese Ansicht stützt er auf Transpirationsversuche. Er liess stark verdünnte Eisenvitriollösung in der Pflanze aufsteigen und beobachtete dann auf Querschnitten, in welchen Geweben bei Behandlung mit Ferricyankalium der Niederschlag von intensiv blauer Farbe (Turnbull's Blau) sich zeigte. Strasburger (a. a. O.) weist darauf hin, dass diese Versuche mit grosser Vorsicht aufzunehmen seien, da bei der Herstellung der Querschnitte sehr leicht etwas von dem Eisenvitriol von einem Gewebe auf das andere übergehen könne, und da auch in Richtung des Querschnittes das eisenhaltige Wasser sich von den eigentlich leitenden Elementen aus auf andere Theile ausbreite. Strasburger findet, dass auch nach vorheriger Unterbrechung Bastsränge oberhalb der Unterbrechungsstelle eine Blaufärbung ergaben.

Nun begründet aber Bokorny (III) seine Anschauung noch durch einen anderen Versuch. Von dem Stiele eines Rumexblattes zieht er das Collenchym etwa 8—10 cm weit ab, schneidet das dazwischen liegende Gewebe aus und taucht dann das untere Ende der isolirten Collenchymstränge in die Eisenvitriollösung. Er untersucht dann ebenfalls durch Ferricyankalium, bis zu welcher Höhe sich das Eisenoxydul nachweisen lässt. Auf diese Weise will er Steighöhen bis zu 50 cm in der Stunde beobachtet haben. Strasburger wiederholte diese Versuche, erhielt aber durchaus negative Resultate, ausser wenn er ein Gefässbündel gleichzeitig mit dem Collenchymstrang abgezogen hatte. Meine Versuche ergaben dasselbe. Die Blätter welkten schnell ab, und nach einstündiger Einwirkung liess sich das Eisenoxydul im günstigsten Falle 6 cm über die Wasserfläche hinaus verfolgen. Dass in diesem Falle keine Gefässbündel mit abgezogen waren, wurde mikroskopisch festgestellt.

Dass das Collenchym nicht sehr geeignet ist, Wasser fortzuleiten, ergab folgender Versuch, den ich mehrfach an verschiedenen Umbelliferen ausführte:

In der Mitte einer frisch abgeschnittenen Pflanze wurde das Collenchym vorsichtig eine Strecke weit isolirt, und das innere Gewebe herausgeschnitten. Das untere Ende des Stengels wurde nun möglichst wasserdicht vermittels einer Mischung von Wachs und Lanolin in eine Glasröhre eingeklebt, und diese Röhre mit einem Gummischlauch verbunden, der durch eine zweite Glasröhre in ein etwa $1^1/_2$ m höher aufgestelltes Gefäss mit Wasser tauchte. Unter diesem Druck wurde das Wasser also von unten in die Collenchymstränge gepresst, an denen von oben die grünen Blätter der Pflanze saugten. Trotzdem hielten sich die Collenchymstränge höchstens 8—10 cm hoch feucht, trockneten aber oberhalb dieses Niveaus völlig aus. Also ist der Leitungswiderstand im Collenchym viel zu gross, um auch nur den eigenen Wasserverlust auf grössere Strecken hin zu decken, selbst wenn Wasser unter beträchtlichem Druck eingepresst wird.

Dass das Collenchym aber an der Wasserversorgung der Pflanze nicht wesentlich betheiligt sein kann, beweisen folgende Welkeversuche, die ich an Stengeln von Levisticum officinale und an Blattstielen von Rumex patientia mit übereinstimmendem Erfolge ausführte. Es wurden dazu Freilandpflanzen des Universitätsgartens zu Berlin benutzt.

1. Versuch: Das Collenchym wurde eine Strecke weit ringsum entfernt, die betreffende Stelle zur Verhinderung des Austrocknens mit Staniol umwunden, und die Pflanze resp. das Blatt an eine Stütze gebunden, welche die mechanische Leistung des Collenchyms ersetzen sollte. Die Pflanzen blieben dauernd vollkommen frisch und zeigten keinen Unterschied im Vergleich mit völlig unverletzten Pflanzentheilen, obgleich die Versuche an heissen und trockenen Tagen des Juni 1891 angestellt wurden, und die Blätter von Rumex zu den schnell welkenden Pflanzentheilen gehören.

2. Versuch: Die Collenchymstränge wurden eine Strecke weit abgelöst, und das innere Gewebe entfernt. Zur Verhinderung all zu schneller Austrocknung wurden die Collenchymstränge mit Staniol umhüllt, und der Blattstiel (resp. Stengel) wurde an einem Stabe so festgebunden, dass er seine natürliche Lage behielt. Daneben wurde ein völlig abgeschnittenes Pflanzenstück derselben Art von möglichst genau derselben Grösse, wie der über den isolirten Strängen befindliche Theil des ersten Stücks angebunden und an der

Schnittfläche ebenfalls mit Staniol umhüllt. Nach 24 Stunden waren beide Stücke in demselben Maasse abgewelkt, obgleich die isolirten Collenchymstränge selbst sich feucht gehalten hatten.

Der erste dieser beiden Versuche beweist, dass das Collenchym für die Wasserversorgung der Pflanze nicht nöthig ist, der zweite, dass das Collenchym allein nicht im Stande ist, der Pflanze irgendwie merkliche Wassermengen zuzuführen. Dies Resultat konnte nicht überraschen, da der vorhergehende Versuch (vergl. S. 149) schon die geringe Leitungsfähigkeit des Collenchyms erwiesen hatte.

Da sich so Bokorny's Behauptung von der Betheiligung des Collenchyms an der Wasserleitung als irrig erweist, wird auch dasjenige hinfällig, was dieser Autor über die Fortbewegung des Wassers innerhalb der Membran ausführt. Seine Beobachtungen können hiernach der Imbibitionstheorie nicht zur Stütze dienen.

II. Der Wassergehalt des Collenchyms.

1. Versuche in wasserentziehenden Mitteln.

Das Collenchym führt seinen Namen „leimgebendes Gewebe" wohl zunächst wegen seines gallertigen Aussehens, aus dem man auf eine bedeutende Quellbarkeit schloss. A. de Bary[1]) sagt darüber „Die verdickten Wandtheile sind . . . in Wasser stark quellbar, ohne jedoch gallertig zu werden, bei Wasserentziehung sich nach allen Richtungen stark verkürzend (Messungen fehlen)." Ambronn (a. a. O.) meinte, diese ältere Ansicht widerlegen zu können. Er konnte nämlich auf Querschnitten eine Contraction in wasserentziehenden Mitteln nicht wahrnehmen, in der Längsrichtung beobachtete er an längeren Streifen nur eine Verkürzung von $^1/_2$—$^3/_4$ %.

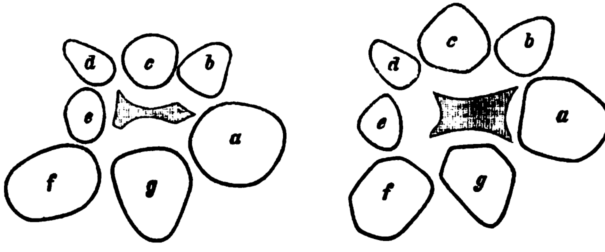
Giltay wurde durch den Widerspruch Ambronns gegen die älteren Angaben veranlasst, die Zusammenziehung der verdickten Collenchymmembranen in hygroskopischen Flüssigkeiten nochmals zu untersuchen. Er verfuhr dabei in der Art, dass er mit der Camera eine Stelle des Schnittes aufzeichnete und dann mittels des Ocular-

1) Vergleichende Anatomie etc. S. 127.

mikrometers die Dicke von zehn Zellwänden mass. Die erhaltenen Zahlen trug er dann in das Bild an den betreffenden Stellen ein, legte den Schnitt in das wasserentziehende Mittel und mass wiederum dieselben zehn Membranen.

Daraus war die Contraction leicht zu gewinnen. Wenn er Alkohol von 95 % als wasserentziehendes Mittel anwandte, erhielt er für verschiedene Pflanzen Verkürzungen von 15, 22, 25 und 32 %.

Ich verfuhr im wesentlichen nach der Methode Giltay's; nur fand ich es praktischer, die Messungen nicht am Präparat vorzunehmen, sondern dieselbe Stelle vor und nach der Contraction mit der Camera zu zeichnen und auf beiden Zeichnungen genau die entsprechenden Stellen zu messen. Natürlich achtete ich dabei darauf, dass die Camera dieselbe Stellung behielt, und die Projection beide Male möglichst genau auf dieselbe Stelle des Tisches erfolgte. Auf diese Weise konnte ich stets starke Contractionen nachweisen. Doch ergaben die Messungen an verschiedenen Stellen der Zeichnung immer von einander abweichende Resultate. Genauere Vergleichung der Bilder zeigt, dass dies auf Spannungen beruht, die aus der ungleichen Contraction in radialer und tangentialer Richtung und aus Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Schichten, sowie in Folge des Zusammenhanges der Zellen ensttehen.



In absolutem Alkohol. In Wasser.

An der obenstehenden Figur, welche Collenchymzellen von Leonurus Cardiaca vor und nach der Behandlung mit absolutem Alkohol darstellt, zeigt sich dies deutlich, besonders bei Betrachtung der innersten grauen Schicht der Verdickungsmasse. Diese ist in der Mitte sehr stark zusammengefallen, an den Rändern dagegen, besonders bei der mit e bezeichneten Zelle, wo Schichten in der weniger contrahirbaren tangentialen Richtung einwirken, wird eine Zugspannung hergestellt, und dadurch die graue Schicht fast in ihrer

ursprünglichen Dicke erhalten. Die Methode erscheint in Folge dessen nicht sehr geeignet, verschiedene Collenchymsorten mit einander zu vergleichen, da die Spannungen ja jedesmal verschieden und im einzelnen schwer nachweisbar sind. Auch die Verschiedenheiten, die in Richtung der Schichten (tangential) und senkrecht dazu (radial) bestehen, lassen sich in allen den Fällen, in denen man zusammenhängende Gewebepartien vor sich hat, nicht leicht zahlenmässig darstellen. Dagegen gelingt dies bis zu einem gewissen Grade in den Fällen, in denen man grössere Stücke verdickter Membran leicht ganz oder doch fast ganz isolirt erhält, bei den von Carl Müller (a. a. O.) sogenannten „Plattencollenchymen". Bei diesen finden sich fortlaufende Verdickungsplatten parallel zur Oberfläche, die sich über viele Zellen hin erstrecken.

Ein ausgezeichnetes Beispiel dafür ist Eupatorium cannabinum. Bei dieser Pflanze erhielt ich in radialer Richtung 22—33 %, im Mittel 27 %, in tangentialer 7—12 %, im Mittel 10 % Contraction in absolutem Alkohol.

In longitudinaler Richtung beobachtete ich, übereinstimmend mit Ambronn, nur $^1/_2$—$^3/_4$ % Contraction.

Was endlich Verschiedenheiten der Zusammenziehung zwischen den einzelnen Schichten der Collenchymmembran betrifft, so möchte ich nochmals auf die oben erwähnte innerste, graue Substanz hinweisen. Diese findet sich häufig, sowohl bei Platten- als auch bei Eckencollenchym. Giltay hat darauf aufmerksam gemacht, dass sie oft an Stellen auftritt, an denen sich bei benachbarten Zellen Intercellularen finden. Diese Schicht nun zeigt überall, wo nicht Spannungen dies hindern, eine sehr starke Contraction; es machte oft geradezu den Eindruck, als ob sie in sich zusammenfalle. Als Beweis hierfür kann die Figur S. 151 dienen. Bei Lappa tomentosa beobachtete ich in radialer Richtung an der grauen Schicht 40—50 % Contraction, während die ganze Membran nur um etwa 20—27 % dünner geworden war.

Ist man nun auch nicht berechtigt, ohne weiters anzunehmen, dass die Zusammenziehung in wasserentziehenden Mitteln dem Wassergehalt proportional ist, so kann man doch aus den mitgetheilten Versuchen so viel folgern, dass der Wassergehalt in radialer Richtung am stärksten, in longitudinaler am schwächsten ist, während er in tangentialer einen mittleren Werth hat. Dies stimmt vollkommen

mit der Angabe Zimmermann's[1]) überein, doch geht aus seinen Worten nicht hervor, an was für Zellen er seine Versuche gemacht hat. Auch Sachs[2]) schliesst aus der im Vergleich zu der Wasseraufnahme allzu geringen Volumzunahme von Holzstücken bei der Quellung im Wasser, dass das Wasser hauptsächlich in Richtung der Dicke der Membran eingelagert wird.

Ferner scheint es mir festzustehen, dass die grauen Schichten, die besonders im Inneren der collenchymatischen Verdickungsmassen auftreten, stärker wasserhaltig sind als die glänzend bläulich-weiss erscheinenden Theile.

2. Directe Bestimmung des Wassergehaltes.

Durch alle diese Versuche ist indessen für die eigentliche Bestimmung des Wassergehaltes in den Zellwänden des Collenchyms nichts gewonnen. Ambronn (a. a. O. S. 517) sagt darüber:

„Ueber den Wassergehalt der Collenchymzellwandung konnte ich keine Untersuchungen machen, da die Collenchymzellen, wie schon erwähnt, stets Saft führen, und in Folge dessen eine Wassergehaltsbestimmung für die Wandung allein unmöglich gemacht wird."

Es kommt daher darauf an, aus dem Gewichte des feuchten Collenchyms, in dem die Wandung mit Wasser gesättigt und das Lumen gefüllt ist, und des vollkommen getrockneten Gewebes den Wassergehalt der Membran zu bestimmen. Dies kann nur dann gelingen, wenn man das Volum und damit das Wassergewicht der Zellhöhlungen kennt.

Nun kann man das Volumverhältniss von Membran und Inhalt nach einer von Ambronn[3]) benutzten Methode bestimmen. Man zeichnet mit der Camera das getreue Bild einiger Collenchymzellen im Querschnitt auf gutes Schreibpapier, schneidet das Papier sorgfältig aus, wägt, schneidet dann die Lumina aus, wägt wieder und erhält so das Verhältniss von Membran und Inhalt auf dem Quer-

---

1) Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. III, 2. Die betreffende Stelle findet sich S. 680.

2) Ueber die Porosität des Holzes. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg Bd. II. S. 291—332, speciell S. 313.

3) a. a. O. S. 521.

schnitt. Bei dieser Methode bleiben freilich die horizontalen Wände unberücksichtigt. Diese sind indessen in verhältnissmässig grossen Abständen vorhanden und überdies sehr zart. Nach einer Bestimmung an einem Längsschnitt, bei welcher nur das Volum der horizontalen Wände im Verhältniss zu dem des ganzen Gewebestücks nach der eben beschriebenen Methode festgestellt wurde, betrug die für diese Wände nöthige Correction etwa 1 %, was im Vergleich mit der Grösse der sonstigen unvermeidlichen Fehlerquellen der Methode nicht in Betracht gezogen zu werden braucht.

Da also auf diese Weise das Verhältniss von Membran zu Lumen bestimmt ist, so kann man das Volum des Inhalts bestimmen, wenn man noch das Gesammtvolum der benutzten Stränge kennt. Dies lässt sich aber aus dem absoluten und dem specifischen Gewicht leicht berechnen. Die Collenchymstränge nun bestehen aus Wasser (im Lumen und imbibirt), sowie aus der Cellulose der Membran. Es handelt sich also noch darum, das specifische Gewicht dieser Cellulose zu bestimmen.

Ueber die Dichtigkeit der Zellwandungen liegen bisher nur für Holz genaue Messungen vor. Sachs[1]) bestimmte dieselbe durch Salzlösungen. Er verwendete salpetersauren Kalk und salpetersaures Zink und fand, dass die Holzspäne in Lösungen vom specifischen Gewicht 1,56 eben noch untersanken. Dagegen erhielt Henze[2]) für Holz 1,62—1,63, für Reincellulose, die er durch das Schulze'sche Macerationsverfahren hergestellt hatte, 1,63. Henze benutzte Lösungen von Jodkalium und Jodnatrium und controllirte die so erhaltenen Resultate durch Wägungen in Alkohol und Luft, sowie durch Pyknometer-Bestimmungen. Da auf diese Weise die Zuverlässigkeit der Jodkaliumlösung erwiesen scheint, bestimmte ich das specifische Gewicht des Collenchyms ebenfalls mittels derselben und fand, dass Collenchymstückchen in einer Lösung vom specifischen Gewicht 1,635 eben noch untersanken. Ich nehme daher für die folgenden Berechnungen die Zahl 1,64 an. Sollte übrigens auch die Henze'sche Methode noch an Fehlern leiden, was nicht unmöglich ist, da man nicht weiss, ob nicht die Cellulose

1) Ueber die Porosität des Holzes. Arbeiten des botan. Institus Würzburg. S. 291—332, speciell S. 329.

2) Untersuchungen über das specifische Gewicht der verholzten Zellwand und der Cellulose. Inauguraldissertation. Göttingen 1883.

Jodkalium und Jodnatrium speichert und dadurch ihre Dichtigkeit erhöht, so würde dies doch auf die folgenden Resultate ohne bemerkbaren Einfluss sein. Denn der Unterschied der Resultate, wenn man die Sachs'sche Zahl 1,57 und die Henze'sche 1,64 einsetzt, ergiebt in dem weiter unten näher behandelten Beispiel für den Wassergehalt ausgedrückt in Procenten der Gesammtsubstanz nur 0,1 %, was weit innerhalb der sonstigen Fehlergrenze liegt.

Um die angewandte Methode im einzelnen klar zu legen, ist es am besten, sie für einen concreten Fall darzustellen. Es sei dafür eine Bestimmung gewählt, die an Myrrhis odorata ausgeführt wurde.

Die Collenchymstränge wurden zunächst abgezogen, was sich leicht bewerkstelligen lässt, alsdann sorgfältig durch Schaben mit Nadeln oder kleinen Messern von anhaftenden Epidermis- und Parenchymfetzen befreit. Dies ist der langwierigste Theil der ganzen Bestimmung. Denn häufig zerreist man die Collenchymstränge beim Abschaben vollständig, so dass man dann nur kleine unbrauchbare Fädchen vor sich hat. Die Prüfung der Stränge auf ihre Reinheit wurde zunächst mit dem Mikroskop vorgenommen. Allmählich aber lernt man aus der Durchsichtigkeit und der feinfaserigen Beschaffenheit der Stränge auf ihre Reinheit schliessen. Doch wurden dann immer noch zum Schlusse einige beliebig herausgegriffene Stücke mikroskopisch geprüft und, wenn noch anhaftendes fremdes Gewebe vorhanden war, das ganze Material einer erneuten Durchsicht und Reinigung unterzogen.

Das so gewonnene Collenchym wurde dann nochmals 24 Stunden lang in Wasser gelegt.

Dann wurden die Stränge für die Wägung vorbereitet, indem das äusserlich anhaftende Wasser entfernt wurde. Dies erfolgte durch Ausbreiten auf Fliesspapier und wiederholtes Umlegen, welches fortgesetzt wurde, bis sich keine feuchte Spur mehr auf dem Papier zeigte.

Die Wägung selbst erfolgte auf einer Waage, welche die Centigramm angab und die Milligramm aus den Ausschlägen schätzen liess. Die Verwendung einer feineren, chemischen Waage wäre bei der sonstigen Ungenauigkeit des Verfahrens überflüssig gewesen, auch wäre während des langsamen Wägens zu viel Wasser verdunstet.

Das Collenchym wog 0,43 g. Alsdann wurden die Collenchymstränge in einem Trockenschrank mit siedendem Wasser längere Zeit einer Temperatur von 95—100° ausgesetzt und abermals gewogen. Sie wogen 0,098 g. Rechnet man das specifische Gewicht der trockenen Zellwandungen zu 1,64 (s. oben S. 154), so nimmt die trockene Membran ein Volum von 0,098 : 1,64 = 0,060 ccm ein. Dazu kommen 0,430 — 0,098 = 0,332 ccm Wasser, so dass das Gesammtvolumen des benutzten Collenchyms

$$0,332 + 0,060 = 0,392 \text{ ccm}$$

beträgt.

Drei Bestimmungen nach der Ambronn'schen Methode (s. oben S. 153) ergaben, dass das Lumen

0,281, 0,260, 0,227

also im Durchschnitt 0,256 des Gesammtvolumens ausmachte.

Es befanden sich daher im Lumen 0,392 · 0,256 = 0,100 ccm Wasser.

Die Membran enthielt demnach 0,332 — 0,100 = 0,232 ccm Wasser. Da ihre Trockensubstanz 0,098 g wog, betrug ihr Gesammtgewicht 0,330 g, das Verhältniss des Wassers zum Gesammtgewicht:

$$0,232 : 0,330,$$

d. h. das Wasser betrug 70,3 % des Gesammtgewichts oder 237 % des Trockengewichts der Membran.

Unberücksichtigt bleiben bei dieser Methode die Inhaltsstoffe der Collenchymzellen. Da dieselben aber beim typischen Collenchym, das zu solchen Bestimmungen doch allein brauchbar ist, im Vergleich zur Membran und dem wässerigen Inhalt ganz zurücktreten, so kann der durch sie hervorgerufene Fehler nicht allzu gross sein.

Als geeignet für diese Bestimmungen erweisen sich nur diejenigen Pflanzen, die es ermöglichen, längere Collenchymstränge von einiger Dicke zu isoliren, also Pflanzen mit starkem Collenchym und langen Internodien oder Blattstielen. Ausser einigen grossen Umbelliferen genügen besonders die Blattstiele von Rheum Rhaponticum und die Stengel einiger Malvaceen dieser Forderung.

Die Resultate der Bestimmungen sind in der folgenden kleinen Tabelle zusammengestellt; es ist jedesmal das Gewicht der trocknen Membran hinzugefügt, damit man den relativen Werth jedes Falles beurtheilen kann, der natürlich mit der Menge des verwandten Materials steigt und fällt.

Tabelle I.

Namen der Pflanzen.	Gewicht der trockenen Membran. g	Wassergehalt in % der Gesammtsubstanz.	Wassergehalt in % der Trockensubstanz.
Myrrhis odorata	0,098	70,3	237
„ „ 2. Bestimmung	0,100	68,4	216
Levisticum officinale, ältere Internodien	0,068	62	165
„ „ jüngere Internodien	0,077	66,4	200
Rheum Rhaponticum	0,545	70,8	245
Malva crispa	0,099	65,5	190

Aus den beiden Bestimmungen mit Myrrhis odorata lässt sich die Zuverlässigkeit der Methode beurtheilen. Man ersieht daraus, dass dieselbe keineswegs exact ist, aber doch im Grossen und Ganzen einen Schluss auf den sehr hohen Wassergehalt des Collenchyms zulässt.

3. Vergleich mit anderen Geweben.

Die Sachs'sche Methode.

Als das geeignetste Material für Vergleichsbestimmungen nach der oben beschriebenen Methode erweist sich der Bast. Doch ist dafür der Bast unserer dikotylen Bäume (Linde, Ahorn etc.) meist unbrauchbar, weil es unmöglich ist, die Markstrahlen, die ihn überall durchsetzen, auch nur einigermassen zu entfernen, ohne den Bast in winzige Partikelchen zu zersplittern. Eine Bestimmung an solchen Partikelchen aber wäre völlig nutzlos, da es unmöglich ist, dieselben von äusserlich anhaftendem Wasser durch Trocknen zu befreien.

Dagegen erwies sich der Bast von Vitis vinifera als wohlgeeignet für den Versuch; hier tritt der Bast in ziemlich dicken und sehr langen ununterbrochenen Strängen auf und lässt sich leicht isoliren. Der Bast war stark verholzt, wie sich aus der Rothfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure ergab.

Das Lumen war theilweise lufthaltig, es wurde daher unter der Luftpumpe mit Wasser gefüllt. Durch mikroskopische Beobachtung

überzeugte ich mich bei einigen zufällig herausgegriffenen Strängen davon, dass keine Luft mehr im Innern vorhanden war, dann wurde ganz in der oben (S. 153—156) beschriebenen Weise verfahren. Die trockene Membran wog 0,109 g und enthielt 34 % ihrer Gesammtsubstanz = 50 % ihrer Trockensubstanz an Wasser.

Unverholzten Bast in genügender Menge zu erhalten, ist weit schwieriger, da fast alle stärkeren Baststränge verholzt sind. Schliesslich gelang es mir bei einer nicht näher bestimmten Juncus-Art des Universitätsgartens zu Berlin wenigstens so viel unverholzten Bast zu erhalten, dass das Trockengewicht 0,035 g betrug. Freilich waren die Stränge so dünn, dass das Ausbreiten und Trocknen nicht so vollkommen gelang wie sonst. Das Resultat ist daher nicht als sehr sicher zu betrachten. Doch theile ich es aus Mangel an einem besseren mit. Das Wasser betrug 55 % des Gesammtgewichts oder 120 % des Trockengewichts.

Zur Bestimmung des Wassergehalts im Holze wurde von Sachs (a. a. O. S. 309 ff.) eine andere Methode angewandt. Er trocknete das Holz, welches er in verschiedener Form, bald als Hobelspäne, bald als Scheiben, bald als Sägemehl verwandte, gründlich bei 100° C aus, wog es und liess es so lange in der feuchten Kammer liegen, bis es keine Gewichtszunahme mehr zeigte. Dass das Holz dabei ebenso viel Wasser aufnahm, als es während des Lebens enthalten hatte, schloss Sachs daraus, dass Risse, die sich beim Austrocknen gebildet hatten, sich vollständig wieder schlossen. Nach derselben Methode untersuchte Hartig[1]) den Wassergehalt verschiedener Holzmembranen. Hartig berechnet den Wassergehalt in Volumprocenten der Trockensubstanz, Sachs in Gewichts- und Volumprocenten der Trockensubstanz; ich gebe in der folgenden Tabelle einige ihrer Resultate in Gewichtsprocenten der Trockensubstanz und der Gesammtsubstanz, um einen besseren Vergleich mit meinen Werthen zu ermöglichen.

Es sind von Sachs sämmtliche Resultate mitgetheilt, von Hartig nur die an Kiefer und Eiche erhaltenen, weil dies die extremsten Fälle sind, und weil die Kiefer zudem deswegen Interesse

1) Robert Hartig: Ueber die Vertheilung der Substanz, des Wassers und des Luftraumes in den Bäumen. Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut zu München. 1882, bes. Tabelle I.

Tabelle II.

Beobachter.	Pflanze.	Bemerkungen.	Trockengewicht in g	Wassergehalt in % des Gewichts der Trockensubstanz.	Wassergehalt in % des Gewichts der Gesammtsubstanz.
Sachs	Pinus silvestris	Hobelspäne	5,675	30,83	23,60
„	„	Sägemehl	10,470	32,92	24,8
„	Abies pectinata	Querschnittsscheiben	7,71	29,7	22,9
„	Prunus domestica	„	4,780	32,4	24,5
Hartig	Kiefer	Splint oben	4,850	35,8	26,3
„	„	Kern oben	7,520	31	24,4
„	„	Kern unten	5,455	29	22,5
„	Eiche	Splint	5,370	58,8	37
„	„	Kern	6,380	48,1	32,5
eigene Beobachtung (s. oben)	Vitis vinifera	verholzter Bast	0,109	50	34
eigene Beobachtung (s. oben)	Juncus spec.	unverholzter Bast	0,035	120	50

hat, weil beide Autoren mit ihr experimentirten. Meine Beobachtungen stehen an Menge des verwendeten Materials weit hinter den anderen zurück. Doch unterscheiden sie sich wesentlich dadurch, dass ich mich bemühte, stets möglichst nur ein einziges Gewebe zu verwenden, während bei Sachs und Hartig stets mehrere Gewebe (Tracheïden resp. Gefässe, Parenchym der Markstrahlen, Holzparenchym, Libriform) in das Resultat eingehen.

Meine Beobachtungen nach der Sachs'schen Methode ergaben für Bast von Iris-Blättern (Trockengewicht 0,170) einen Wassergehalt von 58,7 % der Trockensubstanz oder 37 % der Gesammtsubstanz, für verholzten Bast von Ahorn, bei dem die Markstrahlen möglichst, wiewohl nicht völlig entfernt waren, bei 0,06 g Trockengewicht 63 % der Trockensubstanz oder 39 % der Gesammtsubstanz an Wasser. Diese Werthe stimmen, wenn man die Verschiedenheit des Materials und die bei den kleinen Gewebemengen relativ grossen Fehlerquellen bedenkt, ziemlich gut mit den nach der anderen Methode für Bast von Vitis gewonnenen Werthen überein. Es erscheint demnach mindestens für verholzten Bast die Sachs'sche Methode der Wassergehaltsbestimmung zulässig.

Ganz anders verhält sich das Collenchym. Stränge von Rheum, Myrrhis und Levisticum ergaben nach der Methode von Sachs in vier Fällen mit recht guter Uebereinstimmung eine Wasseraufnahme von 39—41 % der Gesammtsubstanz oder 63—69 % der Trockensubstanz. Die Wasseraufnahme betrug bei Levisticum nur $^1/_3$ der Menge, die die lebende Membran enthielt.

Man könnte zunächst geneigt sein, sich dies Verhalten daraus zu erklären, dass das Collenchym in der feuchten Kammer sich nicht in demselben Grade mit Wasser sättigt, als wenn es von flüssigem Wasser umgeben ist. Dass diese Anschauung falsch ist, ergiebt sich leicht. Man lege die getrockneten Stränge in Wasser, fülle ihre Höhlungen durch Auspumpen der Luft ebenfalls mit Wasser und bestimme nun den Wassergehalt der Membran nach der früher (S. 153—156) ausführlich beschriebenen Methode. Man erhält auch dann nur einen Wassergehalt von 67 % des Trockengewichts oder 40 % des Gesammtgewichts.

Das Collenchym verliert demnach durch das Austrocknen bei Siedehitze einen grossen Theil seiner Aufnahmefähigkeit für Wasser. Es vermag nachher nur noch ebenso viel Wasser aufzunehmen als verholzter Bast.

Leider war es mir nicht möglich, das Collenchym in Bezug auf seinen Wassergehalt mit Parenchym zu vergleichen. Einerseits nämlich macht die Zartheit der Membran die Verwendung der Ambronn'schen Methode zur Bestimmung des Verhältnisses von Membran und Lumen unmöglich, andererseits würden in den meisten Fällen die reichlich vorhandenen Inhaltsstoffe das Resultat fälschen.

Man könnte daran denken, für inhaltsleere Parenchyme Bestimmungen nach der Sachs'schen Methode zu verwenden. Aelteres Hollundermark z. B. würde sich ganz wohl dazu eignen. Doch hätten diese Bestimmungen keinen Werth, da man nicht weiss, ob nicht auch hier, wie beim Collenchym, die Aufnahmefähigkeit für Wasser sich durch das Trocknen ändert.

Jedenfalls ersieht man aus der vorigen Darstellung soviel, dass das Collenchym eine sehr grosse Capacität für Wasser besitzt. Es enthält 165—245 % seiner Trockensubstanz an Wasser, während verholzter Bast nur 50 % aufnimmt.

III. Der Wassergehalt und die Funktion des Collenchyms.

Dem auffallend hohen Wassergehalt der collenchymatischen Zellwände gegenüber erscheint, besonders vom Standpunkte anatomisch-physiologischer Forschung aus, die Frage nach dem Zwecke dieses Wassergehalts, nach seinem Nutzen für die Pflanze, seiner Beziehung zur Funktion des Gewebes berechtigt. Diese Frage legte sich daher auch Carl Müller (a. a. O.) vor, der im Anschluss an Giltays Versuche einen „besonders hohen Gehalt der Collenchymmembranen an Constitutionswasser“ annahm.

Er verband damit die Thatsache, dass auch der Inhalt der Collenchymzellen fast ganz aus Wasser besteht, und dass die Zellen dieses Gewebes auch nach vollendetem Wachsthum nicht absterben, sondern ihr Leben und damit das Wasser in ihrem Inneren behalten. Müller fährt fort: „Diese Erwägung allein giebt mir die Ueberzeugung, dass in allen Fällen dem Collenchym (wie der Epidermis) die Funktion eines Wassergewebes zugesprochen werden muss, und zwar eines wasserspeichernden, Wasser energisch zurückhaltenden, nicht eines Wasser mit Leichtigkeit fortleitenden.“

Um die Ansicht C. Müller's richtig zu würdigen, erscheint es nothwendig, sich das Wesen eines wasserspeichernden Gewebes deutlich zu machen. Es kann in dieser Beziehung auf die klaren Auseinandersetzungen Westermaier's[1]) verwiesen werden. Es dürfte am besten sein, die entscheidenden Sätze dieses Autors hier wörtlich wiederzugeben:

„Ein Wasserversorgungssystem muss befähigt sein, einerseits zur Wasseraufnahme bei starker Flüssigkeitszufuhr, andererseits zu allmählicher Wasserabgabe bei eintretendem und steigendem Wassermangel. Letzteres, die Abgabe nämlich, muss sichtlich zu Gunsten der übrigen Gewebe geschehen. Die direkten Folgen erheblichen Wasserverlustes müssen also vorzugsweise von den Elementen des Wasserreservoirs getragen werden, und bei neuer Flüssigkeitszufuhr muss wiederum Speicherung eintreten, und jene Folgen des Verlustes müssen wieder ausgeglichen werden können.“

1) Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes. Pringsheim's Jahrbücher XIV. 1889, speciell S. 51.

Die beste Erläuterung zu diesen Auseinandersetzungen geben die zu Westermaier's Arbeit gehörigen Figuren Taf. V, Fig. 1 und 4. Die erste dieser Abbildungen zeigt, wie beim Austrocknen die Zellen des Wassergewebes von Tillandsia nigra collabirt sind, während die darunter liegenden Assimilationszellen sich frisch erhalten haben. Die Radialwände der Wasserspeicherzellen sind verbogen. Fig. 4 stellt einen Blattquerschnitt von Peperomia latifolia dar. Das Blatt ist erst der Trockenheit ausgesetzt gewesen, dann wieder befeuchtet worden. Man sieht daher, wie die innersten, an das Palissadenparenchym grenzenden Zellen schon wieder ganz mit Wasser gefüllt sind; ihre radialen Wände sind straff gespannt. Dagegen sind die weiter aussen gelegenen Zellen noch collabirt.

Von derartigen Veränderungen nun ist beim Collenchym bisher noch nichts bekannt geworden. Auch ist nicht recht einzusehen, wie man sich bei der unregelmässigen Vertheilung der Verdickungsmassen in den meisten Collenchymen den Collaps der Zellen denken sollte. Was aber gar der Wassergehalt der Collenchymmembran mit einer etwaigen wasserspeichernden Funktion dieses Gewebes zu thun haben soll, ist vollkommen unklar. Denn die Zellwand lebender Zellen — und mit solchen haben wir es hier ja stets zu thun — ist immer allseitig von Wasser umgeben, hat also stets volle Gelegenheit, sich mit Wasser zu sättigen. Wie soll sie also ihren Wassergehalt zu Gunsten anderer Gewebe abtreten?

Für das im Lumen der Collenchymzellen vorhandene Wasser ist überdies eine besondere funktionelle Erklärung unnöthig, da das Innere aller lebonden Zellen mit Wasser gefüllt ist, soweit es nicht von anderen Stoffen eingenommen wird.

Inbetreff der Beziehungen, die zwischen der Transpirationsgrösse und der Ausbildung des Collenchyms bestehen, verweist Müller auf Kohl's Ausführungen.[1]) Der letztere Autor hat nämlich an einer ganzen Reihe von Pflanzen die Beobachtung gemacht, dass das Collenchym bei Exemplaren, die auf trockenem Boden und noch mehr bei denen, die in trockener Atmosphäre wuchsen, eine stärkere Ausbildung erlangte als bei Pflanzen derselben Art, welche sich in feuchter Umgebung befanden.

---

1) Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig. 1886.

Diese Abhängigkeit von der Transpirationsgrösse theilt das Collenchym übrigens nach Kohl's Angaben mit anderen dickwandigen Geweben. So tritt bei Mentha aquatica an trockenen Standorten ein Bastring auf, der ihr an feuchten fehlt. Es kann aus dieser Thatsache also nichts für die wasserspeichernde Funktion des Collenchyms gefolgert werden, sonst müsste man auch den Bast als Wasserreservoir betrachten.

Uebrigens hat Kohl selbst nicht daran gedacht, das Collenchym für einen Wasserbehälter zu erklären. Er meint nur einmal, dass es als intercellularenfreie Gewebemasse ebenso wie das Palissadenparenchym geeignet sei, die Transpiration zu vermindern. Im übrigen lehnt er jede auf die Erkenntniss der Zweckmässigkeit gerichtete Ausdeutung derartiger Thatsachen mit Entschiedenheit ab. Er versucht vielmehr, einen direkten Causalzusammenhang zwischen der Transpirationsgrösse und der Ausbildung dickwandiger Elemente zu finden. Als Mittelglied dient ihm dabei der Turgor. Dieser werde durch starke Wasserabgabe herabgesetzt, dadurch die Spannung der Zellwände verändert, und diese Membranen in den Stand gesetzt, in die Dicke zu wachsen. Ueber die Wahrscheinlichkeit eines solchen Zusammenhangs wage ich kein Urtheil zu fällen. Doch möchte ich wenigstens darauf hinweisen, dass diese Erklärung keineswegs für die ganze Erscheinung genügt. Denn die Beziehung zwischen Transpirationsgrösse und Turgor muss doch, falls sie besteht, für alle Zellen bestehen. Man müsste daraus also folgern, dass sämmtliche Zellwände bei Pflanzen trockener Standorte stärker wären als bei solchen, die auf feuchtem Boden erwuchsen. Nun erwähnt aber Kohl nur das Vorhandensein stärker verdickter Zellen an bestimmten Stellen des Querschnitts: Verstärkungen des Collenchyms, Auftreten eines Bastringes. Es muss also mindestens zu der allgemeinen Erniedrigung der Spannung noch irgend ein richtender Einfluss oder eine besondere Empfindlichkeit bestimmter Zellen hinzutreten, der die Wirkungen dieser Spannungsänderung ganz oder doch vorzugsweise auf bestimmte Regionen lenkt.

Da die causalmechanische Erklärung hier wie so oft versagt, so dürfte es vielleicht trotz Kohl's Einwänden nicht so verkehrt sein, zu einer „teleologischen" Deutung seine Zuflucht zu nehmen, oder mit anderen Worten, die Erscheinung wenigstens als Anpassungserscheinung zu enträthseln. Solche Zweckmässigkeitserklärungen

wollen einer etwa später zu erlangenden causalen Einsicht durchaus nicht vorgreifen oder gar hindernd in den Weg treten, sie beabsichtigen nur, den Werth einer Einrichtung für das Leben der Pflanze darzulegen.

In dieser Beziehung ist auf die verwandte Thatsache hinzuweisen, dass Wüstenpflanzen sich durch ein besonders kräftiges mechanisches System auszeichnen. Eine Erklärung dieser Erscheinung gab Volkens[1]), indem er darauf hinwies, dass Pflanzen trockener Standorte ihre Widerstandsfähigkeit vom Turgor unabhängig machen müssen, während dieser bei feuchtstehenden Pflanzen einen grossen Theil der erforderlichen Festigkeit liefert. Ferner sind beim Austrocknen die Gewebe leicht Zerrungen ausgesetzt, zu deren Verhinderung ebenfalls mechanische Stränge beitragen.

Dementsprechend erscheint es gerechtfertigt, die von Kohl beobachtete Verstärkung des Collenchyms bei Exemplaren von trockenen Standorten als eine mechanische Schutzeinrichtung zu betrachten. Ueber das Zustandekommen dieser Einrichtung ist damit gar nichts ausgesagt.

Trotz aller Versuche, dem Collenchym noch andere Leistungen zu übertragen, bleibt es also vorläufig dabei, dass die einzige bekannte Funktion dieses Gewebes eine mechanische ist. Denn von der unbedeutenden Assimilationsthätigkeit einiger Collenchyme kann man füglich absehen.

Die am Beginn dieses Kapitels aufgestellte Frage nach der Beziehung des Wassergehalts des Collenchyms zu seiner Funktion kann also genauer und schärfer gefasst lauten:

Bestehen Beziehungen zwischen dem Wassergehalt des Collenchyms und seiner Funktion als mechanisches Gewebe wachsender Pflanzentheile?

Die specielle Bedeutung der Skelettfunktion des Collenchyms für junge, noch wachsende Pflanzentheile erscheint mir trotz der Einwände C. Müller's als berechtigt. Selbstverständlich sagt dieser Ausdruck nicht, dass das Collenchym nach Beendigung des Wachsthums seine Funktion verliert. In diesem Sinne hat ihn aber auch bisher noch Niemand gebraucht. Die Bezeichnung „mechanisches Gewebe wachsender Pflanzentheile" bedeutete bisher und bedeutet

1) Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin. 1887. p. 79 ff.

auch in dieser Abhandlung nur, dass das Collenchym den Bedürfnissen wachsender Pflanzentheile besonders angepasst ist, dass es in der Periode des Wachsthums das einzige oder doch fast das einzige Skelettgewebe ist, während es später in vielen Fällen hinter den anderen mechanischen Elementen (Bast, Libriform) relativ zurücktritt. Nur in diesem Sinne hat Schwendener[1]) gesagt: „Das Collenchym bildet das provisorische Gerüste während des intercalaren Aufbaues."

Die Kenntnis der mechanischen Eigenthümlichkeiten des Collenchyms verdankt man Ambronn. Dieser zeigte, dass dasselbe gegenüber dem Bast ausgezeichnet ist durch:

1. geringere Festigkeit (Collenchym 10—12 kg pro qmm, Bast 15—22 kg pro qmm);

2. stärkere Dehnbarkeit (Collenchym 2—2 ½ %, Bast 1,5 % der Gesammtlänge);

3. geringere Elasticität: der Bast erreicht die Elasticitätsgrenze erst kurz vor dem Zerreissen, das Collenchym bereits bei ca. dem vierten Theil der Belastung, bei der es zerreisst;

4. dementsprechend ist eine bleibende Verlängerung beim Bast nicht zu bemerken, während dieselbe beim Collenchym 1—2 % der Gesammtlänge beträgt.

Ambronn experimentirte besonders mit Levisticum officinale und Leonurus Cardiaca.

Die oben angeführten Punkte bilden also in mechanischer Hinsicht den Unterschied zwischen zwei Geweben, die sich ausserdem durch den Wassergehalt ihrer Zellwände so deutlich unterscheiden.

Nun ist oben Seite 160 gezeigt worden, dass das Collenchym, nachdem es bei Siedehitze getrocknet wurde, nur noch ebenso viel Wasser in seine Membranen aufnimmt als der Bast. Es fragt sich zunächst, wie sich gleichzeitig mit dieser Aenderung des Quellungsvermögens das mechanische Verhalten ändert.

Für Levisticum officinale, frisches Collenchym, fand ich in vollständiger Uebereinstimmung mit Ambronn (a. a. O. S. 522/23) eine Verlängerung von 1,8 % während der Belastung, eine dauernde Streckung von 1 %.

Die Beobachtungen für getrocknetes und wieder befeuchtetes Collenchym zeigt folgende Tabelle:

---

1) Das mechanische Princip etc. S. 157.

Tabelle III.

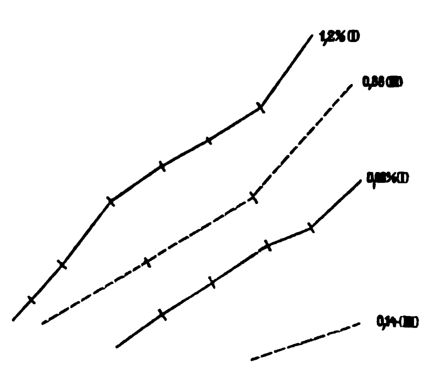
Länge.	Während der Belastung Verlängerung		Dauernde Verlängerung	
	mm	%	mm	%
184,7	2,8	1,5	0,8	0,4
175	2,6	1,5	1,3	0,8
191	2,3	1,2	1,2	0,6
Mittel	—	1,4	—	0,6

Aehnliche Resultate ergaben Versuche mit Myrrhis odorata.

Tabelle IV.

		Länge.	Bleibende Verlängerung		Verlängerung während der Belastung.	
		mm	mm	%	mm	%
I	frisch	173,5	2,1	1,2	1,1	0,66
II	frisch	133	1,3	1,0	0,7	0,52
III	getrocknet und wieder befeuchtet	147	1,3	0,88	0,2	0,14
IV	getrocknet und wieder befeuchtet	121	0,6	0,5	0,1	0,08

Am klarsten stellen sich die Unterschiede dar, wenn man die procentualen Verlängerungen als Curven einzeichnet. Als Abscissen wurden dabei die Belastungen benutzt. Um die Curven für frisches und getrocknetes Collenchym vergleichbar zu machen, wurde in beiden Fällen das Gewicht, bei welchem das Zerreissen erfolgte, durch eine gleiche Strecke ausgedrückt und die einzelnen Belastungen als Theile dieses Zerreissgewichts eingetragen. Die Ablesungen erfolgten an einem einfachen Zeigerapparat. Dieser war



ähnlich dem von Ambronn beschriebenen gebaut, nur dass eine an der Belastungszange befestigte Spitze direkt, ohne Vermittelung einer Rolle, auf ein am kürzeren Zeigerarm angebrachtes Gelenk wirkte.

Natürlich wurde in diesen wie in allen anderen Fällen für die dauernde Feuchthaltung des Streifens gesorgt.

Gewählt wurden die Beobachtungen I und III von Myrrhis; II und IV lieferten ganz ähnliche Curven. Die obere Curve bezeichnet die Verlängerungen während der Belastung, die untere die dauernden Verlängerungen. Die ausgezogenen Curven beziehen sich auf feuchtes, die gestrichelten auf getrocknetes und wieder befeuchtetes Collenchym.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, dass beim Austrocknen mit der Verminderung der Aufnahmefähigkeit für Wasser eine entschiedene Aenderung der mechanischen Eigenschaften des Collenchyms parallel läuft. Und zwar findet auch diese Veränderung in dem Sinne statt, dass die Eigenschaften des Collenchyms sich nach der Austrocknung denen des Bastes nähern. Die Dehnbarkeit nimmt ab, ebenso, aber noch weit entschiedener die Verlängerung über die Elasticitätsgrenze hinaus. Für die Festigkeit konnte ich keine Uebereinstimmung in den Beobachtungen erzielen, vielleicht deshalb, weil beim Trocknen manche Zellreihen reissen oder sich in ihrem Zusammenhang lockern. Wenn man nach dem Bisherigen geneigt sein könnte, einen Zusammenhang zwischen dem Wassergehalt und den mechanischen Eigenschaften des Collenchyms anzunehmen, so steht dem die Thatsache entgegen, dass verschiedene Collenchymsorten bei übereinstimmendem Wassergehalt sehr verschiedene Dehnbarkeit besitzen. Besonders auffällig ist dies bei Rheum Rhaponticum; Collenchym aus dem Blattstiel dieser Pflanze zeigte eine Gesammtverlängerung von 9,6 %, eine dauernde von 8,1 %. Nach der Austrocknung und Wiederbefeuchtung betrug die Gesammtverlängerung 7,2 %, die dauernde 5 %. Dabei stimmt Rheum im Wassergehalt im Wesentlichen mit Myrrhis überein (vergl. Tabelle I, S. 157). In Anbetracht dieser bedeutenden Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Collenchymsorten erschien es nicht überflüssig, eine Anzahl von Pflanzen auf die Dehnbarkeit ihres Collenchyms hin zu untersuchen. Da aber die bisher angewandte Methode sehr umständlich und zeitraubend ist, benutzte ich hierzu einen kleinen Dehnungsapparat. Die zu untersuchenden Stränge wurden zunächst auf der einen unbeweglichen Seite des Apparats eingespannt. Alsdann wurden sie an ihrem freien Ende mit einem leichten Gewicht beschwert und so in schwach gespanntem Zustande auf der beweg-

lichen Seite des Apparats festgeklemmt. Die Dehnung erfolgte mittels einer Mikrometerschraube, die Ablesung durch eine seitlich angebrachte Teilung und einen an die bewegliche Backe des Apparats befestigten Nonius auf $^1/_{10}$ mm genau. Die Länge der untersuchten Stränge betrug 22—29 mm. Natürlich sind die auf diese Weise erhaltenen Werte nicht direkt mit den übrigen vergleichbar, da hier die Verlängerung bis zum Zerreissen gemessen wurde, während sonst stets nur die Ausdehnung bei der stärksten noch zulässigen Belastung abgelesen wird. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Um einen Einblick in die Genauigkeit der Methode zu gewähren, wurden die sämmtlichen Beobachtungen und der Mittelwert mitgeteilt.

Nur in einigen Fällen, in denen mir die Zahlen über die Beobachtungen abhanden gekommen waren, konnte nur der Mittelwert gegeben werden.

Tabelle V.

Name der Pflanze.	Beobachtungen.	Mittelwerth.
Tradescantia virginica	?	2 %
Helianthus annuus	3 % 2,4 %	2,7 %
Levisticum officinale	?	3 %
Cerinthe minor	3,8 % 2,4 %	3,1 %
Amaranthus melancholicus	2,9 % 3,3 % 4,8 %	3,8 %
Valeriana officinalis	?	4 %
Leonurus Cardiaca	?	4 %
Nicandra physaloides	4 % 4 % 4 %	4 %
Betonica officinalis	4,3 % 4,8 %	4,5 %
Lappa tomentosa, Blattstiel	6,2 % 6,0 % 8 %	6,7 %
Rumex alpinus, Blattstiel	8,2% 7,1% 7,8% 7,5%	7,7 %
Althaea rosea	7,6 % 10 % 9,6 %	9 %
Rheum Rhaponticum, Blattstiel	12,3 % 14 %	13,1 %
Malva crispa	13,9 % 13,8 % 13,9 %	13,9 %

Das Collenchym ist, wo nichts Anderes bemerkt wurde, dem Stengel entnommen.

Es zeigte sich nun, dass gerade Pflanzen, die in dieser Tabelle die beiden Extreme darstellen, die Umbelliferen einerseits, **Rheum** und **Malva** andererseits, in Bezug auf ihren Wassergehalt übereinstimmen (vergl. Tabelle I, S. 157). Die Verschiedenheit des

mechanischen Verhaltens verschiedener Collenchymsorten steht demnach sicherlich mit dem Wassergehalt in keinem Zusammenhang.

Andererseits bleibt die merkwürdige Thatsache bestehen, dass durch die Austrocknung gleichzeitig die Wasseraufnahme und das mechanische Verhalten der Collenchymmembran dem der Bastmembran sich nähert.

Aus diesen Thatsachen einen einigermassen sicheren Schluss zu ziehen, erscheint zur Zeit unmöglich.

Es erschien trotzdem räthlich, diese Untersuchungen mitzutheilen. Als Entschuldigung für dieses Unterfangen möchte ich mich auf die Worte Krabbe's[1]) berufen:

„In der Physik gehört es nicht zu den seltenen Erscheinungen, dass man irgend ein Problem auf Grund umfangreicher Experimente behandelt, ohne schliesslich vor dem Geständniss zurückzuschrecken, dass die gestellte Aufgabe zur Zeit überhaupt nicht oder doch nur zum Theil lösbar sei. Vor einem derartigen, echt wissenschaftlichen Bekenntniss scheint man aber in der Physiologie einen grossen Abscheu zu haben."

IV. Das optische Verhalten der collenchymatischen Verdickungsmassen.

Ein oft angewandtes Kriterium zur Erkennung des Collenchyms auf Querschnitten ist sein eigenartiges Aussehen. Man spricht wohl von einem Glanz der Collenchymmembran. Doch erscheint der Ausdruck „Glanz" nicht sehr geeignet zur Bezeichnung einer bei durchgehendem Licht auftretenden optischen Eigenthümlichkeit, da diejenige Eigenschaft, welche man gewöhnlich als „Glanz" bezeichnet, von reflectirten Strahlen herrührt. Giltay behauptet, dass man es überhaupt nur mit Helligkeitsunterschieden zu thun habe. Er fand nämlich, dass das charakteristische Bild des Collenchyms nur bei Anwendung von Objektiven mit ziemlich grossem Oeffnungswinkel und bei der meist benutzten Einstellung auf die obere Grenzfläche des Collenchyms auftritt. Daraus schloss er, dass das optische Verhalten des Collenchyms nicht durch eine eigentümliche Struktur be-

1) Einige Anmerkungen zu den neusten Erklärungsversuchen der Jahrringbildung. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. V. 1887. S. 222.



dingt sei, sondern sich von den Brechbarkeitsverhältnissen ableiten lasse. Diejenigen Strahlen nämlich, welche auf die Seitenwand einer Collenchymverdickung treffen, werden nach dem Inneren der Verdickungsmasse zu abgelenkt und bewirken, dass der Lichtkegel, der von einem Punkte auf der Oberfläche einer Collenchymmembran ausgeht, grösser ist als der von einem Punkte des freien Gesichtsfeldes ausstrahlende. Vorausgesetzt wird dabei natürlich, dass die durch die Seitenwände einfallenden Strahlen nicht an der Oberfläche total reflektirt werden; doch tritt dieser Fall bei den gewöhnlich angewandten Blendungen nicht ein, gleichviel ob man den Brechungsexponenten des Collenchyms zu 1,4 oder 1,5 ansetzt. Man kann demnach die Möglichkeit eines solchen Verhaltens nicht leugnen, doch hat noch Niemand es unternommen, die Wirklichkeit desselben zu beweisen. Nicht einmal die Thatsache ist erwiesen, dass die collenchymatischen Verdickungen wirklich heller erscheinen als das freie Gesichtsfeld. Unter „freiem Gesichtsfeld" versteht Giltay den Theil des Gesichtsfeldes, in dem sich Strahlen kreuzen, deren Gang nicht durch das Präparat beeinflusst ist. Die an Membranen direkt anstossende Zone ist aber augenscheinlich durch Reflektionen und Interferenzen verändert. So ist also eine direkte Vergleichung von Collenchym und freiem Gesichtsfeld erschwert, da diese beiden niemals an einander grenzen. Ich konnte trotz häufiger Beobachtung nicht zu einer klaren Einsicht in die Helligkeitsunterschiede gelangen.

Ebenso wenig wie das thatsächliche Vorhandensein der grösseren Helligkeit hat Giltay das Fehlen anderer optischer Eigenthümlichkeiten der Collenchymmembran zu beweisen versucht. Beim Metallglanz ist das reflectirte Licht bekanntlich elliptisch polarisirt, ob irgend etwas Aehnliches bei dem durch Collenchymmembranen durchgegangenen Lichte der Fall ist, ist noch gar nicht untersucht und bei der geringen Grösse der einzelnen Verdickungsmassen wohl auch kaum festzustellen.

Im Gegensatz zu Giltay behauptet Carl Müller, dass das optische Verhalten des Collenchyms durch eine besondere Molekularstruktur bedingt sei. Er führt als Stütze dieser Ansicht an, dass das Collenchym im polarisirten Licht keine oder unbedeutende Farbenerscheinungen zeige, also nicht oder doch nur wenig doppelbrechend sei. Diese Beobachtung kann ich nicht bestätigen. Vielmehr zeigt

das Collenchym der verschiedensten Pflanzen auf Quer- und Längsschnitten sehr deutliche und schöne Interferenzfarben. Die Additionsfarbe ergab sich bei Längsschnitten, wenn die longitudinale, bei Querschnitten, wenn die tangentiale Richtung der Zellwände der grösseren optischen Axe des Gypsblättchens (nach der Bezeichnungsweise Nägeli's) parallel lief.

Um über das optische Verhalten der Collenchymcellulose ein Urtheil zu gewinnen, müsste man vor allem die optischen Constanten dieser Substanz feststellen. Aber schon bei der Bestimmung des Brechungsexponenten stösst man auf Schwierigkeiten, deren Ueberwindung mir nicht gelang. Denn die meisten Methoden sind nicht anwendbar, da sich weder Platten von genügender Grösse, noch Prismen herstellen lassen. Man könnte höchstens noch daran denken, durch Eintauchen in Flüssigkeiten von verschiedener Brechbarkeit wenigstens eine angenäherte Bestimmung auszuführen. Aber die Flüssigkeiten mit höheren Brechungsexponenten, die fetten und ätherischen Oele, Schwefelkohlenstoff etc. vermögen die wassergetränkte Collenchymmembran nicht zu benetzen, so dass man keine klaren Bilder erhält. Unter den mir bekannten wässerigen Lösungen hat die gesättigte Lösung von Salmiak (Chlorammon) den höchsten Brechungsexponenten, nämlich 1,393 [1]. In diesem Medium treten die collenchymatischen Verdickungsmassen noch deutlich hervor, doch erscheinen die Grenzlinien bedeutend matter als in reinem Wasser. Man kann also sagen, dass der Brechungsexponent jedenfalls grösser ist als 1,393.

Zusammenfassung.

Das Hauptresultat der vorliegenden Arbeit lässt sich etwa folgendermassen zusammenfassen:

Das Collenchym besitzt eine Zellwand von sehr hohem Wassergehalt. Dieselbe enthält 60—70 % ihres Gesammtgewichts an Wasser, während verholzter Bast und Holz nur 20—40 % enthalten.

Während aber diese letzteren Pflanzentheile ihre Wasseraufnahmefähigkeit nach dem Austrocknen unverändert bewahren, verliert das Collenchym einen Theil derselben und vermag nachher nur noch

1) cfr. Mousson: Die Physik auf Grundlage der Erfahrung. 3. Aufl. 1880. Bd. II. S. 383.



etwa ebenso viel Wasser aufzunehmen als verholzter Bast. Das Wasser ist hauptsächlich in radialer, weniger in tangentialer, am wenigsten in longitudinaler Richtung eingelagert. Die innerste graue Schicht, die bei vielen Collenchymsorten auftritt, ist wasserreicher als die glänzend bläulich-weiss erscheinenden Lagen.

Die einzige bisher nachgewiesene Funktion des Collenchyms ist (abgesehen von der geringen Assimilationsthätigkeit) die mechanische. Bokorny's Behauptung einer Wasserleitung im Collenchym beruht auf ungenau angestellten Versuchen, während Carl Müller's Ansicht, dass man es hier mit einem wasserspeichernden Gewebe zu thun habe, auf einer unklaren Vorstellung von der Natur eines solchen Gewebes begründet ist.

Der Versuch, Beziehungen zwischen den mechanischen Eigenschaften und dem Wassergehalt des Collenchyms zu finden, ergab keine eindeutigen Resultate. Während nämlich einerseits das ausgetrocknete Collenchym auch in seinen mechanischen Eigenschaften dem Bast sich nähert, sind andererseits zwischen verschiedenen Collenchymsorten, die einen wesentlich gleichen Wassergehalt besitzen, erhebliche Verschiedenheiten in den mechanischen Eigenschaften festgestellt.

Als ein Nebenresultat wäre etwa noch die Auffindung des sehr stark dehnbaren Collenchyms von Rheum und Malva zu nennen.

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band XXIV.

Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen.

Von

P. Hauptfleisch.

Einleitung.

Die sichtbaren Bewegungen der lebenden Protoplasmakörper hat man wohl auf drei Hauptformen zurückgeführt, die jedoch nicht streng von einander unterschieden sind, sondern zwischen denen sich vielfach Uebergänge vorfinden. Die Bewegung wird entweder hervorgerufen durch die im Protoplasmakörper stattfindenden molecularen Umlagerungen, wobei die äussere Gestalt auch unverändert bleiben kann, oder die Bewegung ist eine locomotorische, indem der ganze Plasmakörper eine Ortsveränderung erfährt, während seine Partikel eine Lagenveränderung scheinbar nicht erkennen lassen, oder es gelangt bei der Bewegung sowohl die Ortsveränderung als auch die Gestaltsveränderung zur Wahrnehmung. — Diese letztere Bewegungsform, die Amöbenbewegung, zeigen besonders die Plasmodien der Myxomyceten: die nackte Protoplasmamasse ändert stetig ihre Form, indem neue Lappen aus der Masse hervortreten, andere eingezogen werden, und kriecht dabei langsam fort; gleichzeitig ist

damit eine lebhafte Körnchenströmung der inneren Masse verbunden. Die locomotorische Bewegung ohne Formenänderung wird entweder durch schwingende Cilien ermöglicht, wie das beim Schwärmen der nackten Spermatozoiden und Schwärmsporen vieler Algen und Pilze der Fall ist, oder sie ist eine selbständige Gleitbewegung, wie sie den Oscillarien, Spirillen, Diatomeen und verschiedenen Desmidiaceen zukommt. Die Schwimmbewegung der Schwärmsporen ist gewöhnlich mit einer Achsendrehung verbunden. Die Gleitbewegung setzt sich aus einem Vor- und Zurückkriechen zusammen, bei dem abwechselnd das eine und das andere Ende vorausgeht. Bei den Oscillarien und Spirillen findet gleichzeitig damit ebenfalls eine Achsendrehung statt, die bei der Umkehr der Bewegung gleichfalls umsetzt.

Die durch die molecularen Umlagerungen hervorgerufene Bewegung zeigt sich in jedem Protoplasmaorganismus theils zeitweilig, theils continuirlich. Sie findet statt bei den verschiedensten Gestaltsänderungen, welche die protoplasmatischen Gebilde durchmachen, bei der Zellbildung, Zelltheilung, bei der Theilung der Chlorophyllkörner u. s. w. Sie giebt sich auch kund in der Strömung des Protoplasmas, wie sie uns in den behäuteten Zellen entgegentritt. Diese Bewegungserscheinungen zeigen in den wesentlichsten Punkten nahe Uebereinstimmung mit denen der Plasmodien der Myxomyceten. Die beweglichen Massen sind dabei in verschiedenen netzartigen Strömchen unregelmässig durch den Zellsaft vertheilt, wir haben es dann mit der sogenannten Circulation zu thun, oder die Bewegung erfolgt an der Zellwand entlang in geschlossenen Bahnen, in welchem Falle die Protoplasmaströmung Rotation genannt wird. Hierher müssen wir auch ferner noch das von Nägeli als Glitschbewegungen bezeichnete Hin- und Hergleiten einzelner Plasmatheilchen rechnen. Alle diese Bewegungsformen des strömenden Plasmas sind natürlich keineswegs von dauernder Constanz, sondern durch Uebergänge unter einander verbunden.

Im Folgenden sollen nun diese Protoplasmaströmungen behandelt werden.

I. Beschreibung der Protoplasmaströmung.

Da die Plasmaströmung von der Rotation bis zur Glitschbewegung die verschiedensten Uebergänge zeigt, so sind von mehreren Autoren, z. B. Velten[1]), die Bewegungsarten auch in mehr als drei Gruppen getheilt worden. Auch Wigand zählt ungefähr sieben Arten auf[2]) und giebt an, dass dieselben in einander übergehen können; den ersten Beginn der Strömung erblickt er in der Digressionsbewegung (Glitschbewegung Nägeli's). Dass auch zwischen dieser Digressionsbewegung und dem absoluten Stillstand keine brückenlose Lücke vorhanden ist, erscheint wohl zweifellos. Denn sowohl die inneren Veränderungen, als auch die äusseren Gestaltungsvorgänge des Protoplasmas müssen auf Bewegungen der kleinsten Theile des Plasmas zurückgeführt werden, und erst der Tod hat die vollständige Bewegungslosigkeit zur Folge. Sind nun auch diese Bewegungen in sehr vielen Fällen wegen der Unzulänglichkeit unserer optischen Hilfsmittel der directen Wahrnehmung zur Zeit noch verschlossen, so erlauben uns doch auch andere Fälle die Resultate dieser Bewegungsvorgänge an den im Plasma stattfindenden Umlagerungen zu beobachten, während uns die extremsten Fälle das Protoplasma in mehr oder minder lebhafter Bewegung zeigen. Die Strömung wird einen um so energischeren Charakter zeigen, je grösser und andauernder die Kräfte sind, welche sie hervorrufen. Man kann gar häufig den Uebergang vom scheinbaren Stillstand zur Glitschbewegung, von dieser zur Circulation und von dieser bis zu der die Zelle in einem geschlossenen Strom umkreisenden Rotation constatiren.

Die Strömung des Protoplasmas tritt jedoch erst mit einem gewissen Alter der Zelle auf. So lange die Zelle dicht vom Plasma erfüllt ist, kann niemals Strömung wahrgenommen werden. Erst wenn mit dem Wachsthum der Zelle ein Saftraum in ihr aufgetreten ist und wenn auch diese Vacuole eine gewisse Grösse erreicht hat, so dass die Menge des Zellsaftes der Protoplasmamenge zum mindesten gleich ist, erst dann beginnt das erste Auftreten der Strömung. Einzelne Partikelchen des Plasmas beginnen plötzlich

---

1) Velten. Botan. Zeitung. 1872. p. 645.

2) Wigand, Botanische Hefte I. 1885. p. 172 ff.

sich nach irgend einer Richtung hin eine ganz kurze Strecke zu bewegen. Dann stehen sie still, um nach einiger Zeit wieder einen kurzen Weg zu durchlaufen oder auch wohl nach ihrem Ausgangspunkt zurückzukehren. Dabei werden diese Bewegungen in verschiedenen Theilen des Protoplasmakörpers von den einzelnen Partikelchen unabhängig von einander und ohne Rücksicht auf die anderen ausgeführt.

Im Laufe der weiteren Entwicklung der Zelle bilden sich gewöhnlich mehrere Vacuolen aus, zwischen denen sich Protoplasmastränge hindurchziehen. Wenn das erste Stadium der Glitschbewegung vorüber ist, beobachtet man in diesen Fäden ein lebhaftes Strömen der kleinen, im Plasma enthaltenen Körnchen; wenn die Körnchen fehlen, das Protoplasma also von hyaliner homogener Beschaffenheit ist, dann ist es sehr schwer, ja in den meisten Fällen ganz unmöglich, eine Plasmabewegung zu constatiren. In dem Maasse wie die Vacuolen an Grösse und Zahl zunehmen, vermehren sich auch die Fädchen, indem sich entweder die schon vorhandenen verästeln oder aus dem Wandbeleg neue hervorquellen und sich an ältere oder die gegenüberliegende Wand anlegen. Während sich so neue Ströme bilden, werden andererseits die älteren lang ausgezogen, werden immer dünner und schliesslich von der Plasmamasse eingezogen. So dünn aber auch die Plasmastränge werden mögen, sie sind doch stets im Stande, die Körnchen, welche sie noch in diesem letzten Stadium passiren, zu befördern. Diese Körnchen lassen es auch erkennen, worauf auch Wigand[1]) hinwies, dass sie von dem strömenden hyalinen Plasma fortgeführt werden, wobei die grösseren, die jedenfalls die schwereren sind, von den kleineren vielfach überholt werden.

Da in manchen Strängen zwei gegenläufige Richtungen vorhanden sind, oder vielmehr zwei entgegengesetzt gerichtete Ströme nur durch eine ausserordentlich schmale, indifferente Zone getrennt sind, so kann man auch nicht gerade selten beobachten, dass zwei Körnchen mit einander caramboliren und darauf ihren Weg wieder fortsetzen. — Die Richtung der Strömung ist in den einzelnen Strängen nicht dauernd constant[2]). Wenn der Strom einen Strang

1) Wigand. l. c. p. 196.

2) Hofmeister. Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. p. 38.

einige Zeit in einer bestimmten Richtung durchlaufen hat, so verlangsamt er sich plötzlich bis zum Stillstande und beginnt darauf nach kurzer Zeit, den Strang anfangs langsam, aber bald schneller werdend im entgegengesetzten Sinne zu durchfliessen.

Ist die Intensität der Bewegung hinreichend genug, so entsteht aus den vielen Circulationsströmchen ein einziger, der Rotationsstrom. Derselbe umkreist die Zelle in einer geschlossenen Bahn; zwischen den beiden einander entgegengesetzt strömenden Partieen befinden sich zwei Streifen ruhenden Plasmas[1]). Wie Nägeli[2]) bei den Charen nachwies, schlägt der Rotationsstrom stets den längsten Weg ein, und Velten[3]) zeigte, dass das Protoplasma den Weg nimmt, wo die Reibungswiderstände ein Minimum sind. Die wesentlichsten Bedingungen für das Entstehen der Rotation sind also[4]) möglichst ausgiebige, bewegende Kräfte und geringe Reibungswiderstände.

Dabei verlaufen die Rotationsströme in Zellen, bei welchen ein oder zwei Wände frei liegen und nicht an andere Zellen grenzen, der Regel nach so, dass sie nicht an diesen freiliegenden Wänden entlang gleiten. Also vollzieht sich die Rotation in den grossen Zellen von Trianea und Sagittaria in der Ebene der durch die Lufträume führenden Wände, bei Elodea in der Ebene des Blattes u. s. w.[5]) Der hauptsächlichste Grund für das Einschlagen dieser Bahnen ist aber auch hier der geringere Reibungswiderstand, da die Zellen in der zum Strome senkrechten Richtung meist eine geringere Tiefe besitzen.

Beim Rotationsstrom erreicht somit die Plasmabewegung ihr Maximum. Kommt es nun schon bei den Circulationsströmen nicht selten vor, dass Chlorophyllkörner, Krystalle, Stärkekörner und dergl. von dem Plasma mitgeführt werden, so ist das beim Rotationsstrom fast regelmässig der Fall. Jedoch trifft es auch nicht immer zu, und bei Chara gerathen die Chlorophyllkörner nur gelegentlich in die Strömung. Sehr gewöhnlich ist es, dass auch der Zellkern

---

1) Man findet übrigens auch (z. B. bei Trianea) Zellen, in welchen mehrere Rotationsströme vorhanden sind.

2) Nägeli. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 1860. II. p. 62.

3) Velten. Flora. 1873. p. 85 ff.

4) Berthold. Studien über Protoplasmamechanik. 1886. p. 119.

5) Vergl. auch Wigand l. c. p. 212.

in den Kreislauf des Plasmas mit hineingezogen wird; indessen befindet sich der Kern auch häufig — und namentlich ist dies bei der Circulation der Fall — in relativer Ruhe. Bei dem Mitführen dieser Plasmaorgane und Ausscheidungen wird zuweilen durch ihr Anhäufen in den Ecken der Zellen eine Stauung herbeigeführt. Bisweilen gelingt es dann dem Plasma, wenn seine Energie gross genug ist, den Haufen zu zersprengen und seine Theile wieder in den Strom aufzunehmen, zuweilen aber fliesst es auch an der Anhäufung vorüber und die Körner bleiben vom Strome hinfort ausgeschlossen; ja es kommt mitunter sogar vor, dass sich der Rotationsstrom eine andere Bahn sucht und nun seine Durchschnittsebene auf der vorigen senkrecht steht[1]).

Da dieselben Gewebeformen die gleichen oder ganz ähnlich gestaltete Elemente besitzen, so finden wir in ihnen die Rotationsströme, indem diese der Bahn des geringsten Widerstandes folgen, in derselben Richtung verlaufend. In jeder Zelle ist jedoch die Strömung selbständig, und so sieht man denn auch häufig benachbarte Zellen, in denen die Strombahn entgegenläufig ist — in der einen rechts herum, in der benachbarten links herum.

Mit dem Alter der Zelle, wenn dieselbe an Grösse und Zellsaft, nicht aber merkbar an Plasma zunimmt, wird der die Wand umkleidende Protoplasmaschlauch natürlich dünner, während gleichzeitig damit die Schnelligkeit der Strömung gewöhnlich zunimmt. Im Protoplasma treten dabei Ausscheidungsproducte auf, die anfangs passiv mitgeführt werden[2]), schliesslich aber aus dem Protoplasma in den Zellsaft hineintreten. Diese im Zellsaft befindlichen körnigen oder krystallinischen Ausscheidungen ermöglichen es auch, die Frage zu entscheiden, ob der Zellsaft gleichfalls strömt oder sich in Ruhe befindet, wie letzteres von mehreren Forschern[3]) angegeben ist. Man beobachtet, dass in der That diese Ausscheidungen sich im Zellsaft bewegen und zwar in demselben Sinne wie das angrenzende Protoplasma[4]).

1) Velten. l. c. p. 86, 87.

2) Vergl. Hofmeister l. c. p. 43.

3) Mohl. Botanische Zeitung. 1846. p. 73. Pringsheim. Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 1854. p. 9. Hanstein. Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1870. p. 223.

4) Vergl. Velten l. c. p. 97 ff.; Hofmeister l. c. p. 43; Wigand l. c. p. 194; Berthold l. c. p. 122.

Besonders schön ist diese Erscheinung zu verfolgen, wenn die Objecte sich längere Zeit in verdünnter Methylenblaulösung (0,0008 %) aufgehalten haben und nun im Zellsaft ein Niederschlag entstanden ist[1]). Dieser Niederschlag entsteht auch schon in jüngeren Zellen, noch ehe die Ausscheidungen aus dem Plasma begonnen haben, und man sieht, dass die einzelnen Partikelchen der Niederschläge gleichfalls mit dem Protoplasma mitrotiren. Ihre Geschwindigkeit ist geringer als die im Plasmastrome mitgeführten Körnchen und Chloroplasten; sie nimmt nach der Mitte der Zelle hin ab, so dass dort häufig die Niederschläge sich nur in tänzelnder oder auch hin- und hergehender Bewegung befinden. In derselben Weise giebt sich auch ihre Bewegung an dem nicht in Strömung befindlichen Indifferenzstreifen des Plasmas zu erkennen.

Ist die Strömung des Wandbeleges nicht sehr energisch, so werden nur die kleineren Niederschläge bezw. Ausscheidungen mitbewegt, wird die Strömung stärker, so folgen ihr auch die grösseren Partieen. Bisweilen kommt es dann wohl auch vor, dass ein Theil der Niederschläge in den Protoplasmaschlauch hineingezogen und eine Zeit lang passiv im Plasma mit fortgeschwemmt wird, genau wie die Körnchen und Chlorophyllkörper auch. Jedenfalls sieht man aber stets, auch bei ganz schwacher Rotation, dass der Zellsaft ebenfalls in Bewegung ist und die in ihm befindlichen blau gefärbten Theilchen dieselbe Bewegungsrichtung haben wie das Protoplasma, selbst wenn sie sich in unmittelbarster Nähe desselben befinden. Diese ganze Bewegung macht aufs überzeugendste den Eindruck, dass der Zellsaft durch das rotirende Plasma mitgerissen wird, wodurch es sich dann auch erklärt, dass seine Geschwindigkeit nach der Mitte zu abnimmt und am Protoplasmaschlauch am beträchtlichsten ist.

Aehnlich ist es auch im Plasma[2]). Dort nimmt die Geschwindigkeit gleichfalls von der Zellsaftgrenze an ab — natürlich nach der Zellwand zu. An breiten Rotationsströmen, besonders aber in Zellen mit Circulationsströmen und breitem Wandbelag ist es sehr auffällig, wie sich die Geschwindigkeit der Körnchen vom Saftraum

---

1) Vergl. Pfeffer. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen. 1886. p. 231.

2) Vergl. auch Pfeffer. Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. 1890. p. 269.

nach dem Primordialschlauch zu verlangsamt, bis schliesslich eine Bewegung — auch in körnerreichem Plasma — überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist[1]. In Ruhe ist ebenfalls der der Zellwand direkt anliegende Primordialschlauch, wie Velten[2] nach Plasmolyse durch die vollständige Bewegungslosigkeit einiger zufällig aussen am Plasma ansitzenden Körnchen nachwies. Zwar wies Hofmeister[3] darauf hin, dass in sehr vielen Fällen auch im Primordialschlauch Ortsveränderungen stattfinden; dieselben sind indessen gegenüber dem strömenden Plasma so langsame, dass man daher wohl den Primordialschlauch als in Ruhe befindlich bezeichnen kann.

Dies kann man aber keinesfalls von dem Hyaloplasmahäutchen sagen, welches das Protoplasma gegen den Zellsaft hin umkleidet. Im Gegentheil, es ist überall in ganz besonders lebhafter Weise die Strömung an der Grenze zwischen Plasma und Zellsaft wahrzunehmen.

Nicht nur über das Warum? sondern auch über die Art und Weise der Bewegung sind die verschiedensten Ansichten aufgestellt worden. Brücke[4] und mit ihm Heidenhain[5] nahmen zwei Arten des Plasmas und seiner Bewegungen an. Brücke unterschied einen contractilen Zellleib, in dessen unregelmässiger Höhle sich die zahlreiche Körnchen enthaltende Flüssigkeit befindet; der erstere ist in langsamer, ziehender oder kriechender Bewegung, die letztere bewegt sich schneller, wie man an der Bewegung der zahlreichen Körnchen wahrnimmt. Diese Ansicht ist nun zwar schon von de Bary[6], Sachs[7], Hofmeister[8], Nägeli und Schwendener[9] und anderen als nicht zutreffend zurückgewiesen worden, doch sei hier auch noch darauf hingewiesen, dass in den ziemlich

1) Auch Velten — l. c. p. 100 — constatirte, dass die Innenseite des Primordialschlauches in Ruhe ist, und Wigand — l. c. p. 194 — beobachtete gleichfalls, dass ein Theil des plasmatischen Wandbelages nicht mitströmt.

2) l. c. p. 101.

3) l. c. p. 45.

4) Brücke. Die Elementarorganismen. Sitzungsber. der k. k. Akad. in Wien. Bd. 44. p. 381, 408.

5) Heidenhain. Studien des physiolog. Instituts zu Breslau. II. p. 67.

6) De Bary. Flora. 1862. p. 249.

7) Sachs. Experimentalphysiologie. 1865. p. 453.

8) Hofmeister l. c. p. 61.

9) Nägeli und Schwendener. Das Mikroskop. 1877. p. 389.

häufigen Fällen, in welchen dem Protoplasma die körnchenreiche Flüssigkeit fehlt, nichtsdestoweniger der „contractile Zellleib“ durchaus nicht in langsamer, kriechender Bewegung, sondern in sehr lebhaftem, schnellem Strömen sich befindet, wie aus den mitgerissenen Chlorophyllkörnern konstatirt werden kann. Trotz der Widerlegung, welche die Brücke'sche Anschauung von den angeführten Forschern erfuhr, wurde sie doch von Hanstein[1]) wieder aufgenommen. Auch er nimmt zweierlei Bewegungen an, die der Bänder und die der Körner. Ausserdem giebt er an[2]), dass sich der gesammte Primordialschlauch hin und her recken und sogar im Innern seines Gehäuses herumschieben soll, während er sich doch thatsächlich in Ruhe befindet. — Es sei noch auf eine Bemerkung dieses Forschers hingewiesen: „Fast überall scharf gegen den weniger dichten Zellsaft abgegrenzt (die Plasmaströme) sieht man niemals eines der strömenden Körnchen mit den Theilchen, die in jenem suspendirt sind, sich berühren oder zwischen diese gerathen.“ Diese Bemerkung ist durch die oben angeführte Beobachtung, dass Körnchen des Niederschlages zwischen die Plasmakörner gezogen werden, widerlegt. Diese Beobachtung wurde mehrere Male bei den Zellen der Blattrippe von Elodea canadensis gemacht.

Eine andere Auffassung als Brücke, Heidenhain und Hanstein haben Nägeli und Schwendener von der Körnchenbewegung. Nach ihnen hat sie am meisten Aehnlichkeit mit den Glitschbewegungen der Desmidiaceen[3]), welche nach ihnen durch den Contact der Körnchen mit dem Plasma bedingt wird[4]). Zu dieser Anschauung werden sie bewogen durch ihre Beobachtung, dass die Körnchen nur der Oberfläche der Plasmabänder aufsitzen, dass die Körnchen sehr häufig viel dicker sind als die Fäden, an denen sie hingleiten, und dass sie sich an der Oberfläche des Fadens adhärirend bewegen, „wie ein Seiltänzer auf seinem Seil[5]).“ Dass sich

1) Hanstein l. c. p. 217.
2) Hanstein. Das Protoplasma. 1880. p. 166.
3) Nägeli und Schwendener l. c. p. 390.
4) l. c. p. 391.
5) l. c. p. 390.

die Körnchen nur an der Oberfläche bewegen, ist nun aber keineswegs der Fall. De Bary wies dies schon nach bei den Staubfädenhaaren der Tradescantia[1]), und Velten constatirte es für die Stengel- und Blätterhaare der Cucurbita Pepo[2]). Letzteres sind überhaupt recht gute Objekte zur Untersuchung dieser Fragen, und ich überzeugte mich nicht nur davon, dass sich die Körnchen im Plasma befinden — die Untersuchungen wurden mit der homogenen Immersion 2 mm von Seibert vorgenommen; auch gehärtetes Material wurde untersucht —, sondern auch davon, dass ihre Geschwindigkeit für die kleineren eine schnellere ist als für die grösseren. Auch constatirt man an diesem Objekt unschwer, dass die Schnelligkeit der Körnchen vom Zellsaft nach der Wand hin abnimmt[3]). — Nägeli[4]) behauptete das Gegentheil — und dass nicht nur der Primordialschlauch, sondern auch die angrenzenden Theile in Ruhe sind. Freilich sind ja nicht alle Theile eines strömenden Plasmakörpers in Bewegung und die noch eben in heftiger Bewegung begriffenen können zeitweilig zum Stillstand kommen, worauf dann wieder ein neues Strömen beginnt. Aber wenn auch in diesem Sinne ebenfalls in den ruhenden Partieen des Plasmas der Cucurbitahaare plötzliche Ströme auftreten, so befindet sich doch im wandständigen Plasma eine verhältnissmässig durchaus nicht schmale Schicht in dauernder relativer Ruhe.

Nägeli und Schwendener[5]) nahmen an, dass die im strömenden Plasma frei werdenden Kräfte sich an der Grenzfläche der Plasmafäden und des wässerigen Zellsaftes in mechanische Kraft umsetzen. Demgemäss müssten die Wassertheilchen in der Umgebung des Plasmas in eine gegenläufige Strömung versetzt werden, welche auf die stärker hervorragenden Plasmamassen hemmend einwirken müsste; diese hemmende Wirkung könne jedoch nicht beobachtet werden, da den grösseren Massen natürlich auch eine entsprechend stärkere

1) De Bary l. c. p. 249.
2) Velten l. c. p. 120.
3) Vergl. auch Wigand l. c. p. 196.
4) Nägeli l. c. p. 83, 84.
5) Nägeli und Schwendener l. c. p. 393.

motorische Kraft zukäme. Nun hat zwar schon Velten[1]) gezeigt, dass sich der ganze Zellsaft in einer mit dem Plasmastrom gleichgerichteten Bewegung befindet, doch lassen die oben angeführten Versuche (Einlagerung der Objekte in Methylenblaulösung) auf das unwiderleglichste erkennen, dass selbst die in unmittelbarster Nähe des Plasmas befindlichen Theile des Zellsaftes eine rückläufige Bewegung nicht besitzen.

Von dem Vorhandensein der von Velten beobachteten Insuccationskanäle war es mir nicht möglich, mich zu überzeugen. Velten beobachtete[2]) in den Protoplasmafäden zarte längs verlaufende Linien von zweierlei Lichtbrechungsvermögen, von denen die einen die Grundsubstanz des Protoplasmas die anderen feine, mit Wasser erfüllte Capillarräume, die Insuccationskanälchen, sind. Diese Kanälchen sind geschlossen und können längere Zeit ihre Form behalten; das ganze Kanalsystem erleidet jedoch beständig Verschiebungen. Die Körnchenbewegung geht nun „in oder an dem den wasserhaltigen Kanal umschliessenden Protoplasma vor sich"[3]). Ich konnte, wie gesagt, nichts von einer solchen Protoplasmastruktur wahrnehmen, obwohl ich meine Untersuchungen auch an den von Velten benutzten Objekten anstellte. Allerdings machte Velten seine Beobachtungen, nachdem er die Zellen der Einwirkung elektrischer Schläge ausgesetzt hatte.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen zeigen, dass im Protoplasma nur eine Art von Strömung vorhanden ist[4]). Der Träger dieser Bewegung ist das Plasma, welches sowohl hyalin als auch trübe oder körnerreich sein kann. Wo letzteres der Fall ist, sind die Körnchen in der zähen, dicklich schleimigen Grundmasse eingebettet[5]) wie die anderen Einschlüsse, z. B. Chlorophyllkörner, Oeltropfen und dergl. auch. Die Eigenschaften des Plasmas können schnell wechseln und eine Folge dieses Umstandes ist es, dass

---

1) Velten l. c. p. 98.

2) Velten l. c. p. 118 ff.

3) l. c. p. 120.

4) Auch die Glitschbewegung der Desmidiaceen schliesst sich den übrigen Strömungsarten vollständig an und bietet nichts von ihnen Verschiedenes.

5) Vergl. auch de Bary l. c. p. 249; Velten l. c. p. 123; Wigand l. c. p. 198.

Strömchen ziemlich plötzlich entstehen und vergehen können. Stets in Ruhe ist aber der Primordialschlauch, wohingegen sich der Zellsaft immer in einer Bewegung befindet, die mit dem Protoplasma gleichgerichtet, aber weniger schnell als jene ist.

II. Vorkommen der Strömung.

Die im Vorstehenden beschriebenen Strömungen sind eine im Pflanzenreich ganz allgemein verbreitete Erscheinung, die als solche allerdings erst seit einigen Jahren bekannt ist, obwohl die Entdeckung der Strömung selbst bis in das vorige Jahrhundert zurückreicht. Zwar beobachtete schon im Jahre 1772 Corti bei den Charen die Plasmaströmung, doch wandte man ihr erst in grösserem Maasse die Aufmerksamkeit zu, nachdem R. Brown[1]) die Circulationsströmung in den Zellen der Staubfädenhaare von Tradescantia aufgefunden und Meyen[2]) sowohl wie Schleiden[3]) die Zahl der bis dahin bekannten Fälle bedeutend vermehrt hatten. Auf Grund aller der zahlreichen Fälle und eigener, weiterer Beobachtungen sprach Unger[4]) dann die Vermuthung aus, dass die Plasmabewegung eine allen kräftigen, lebenden Zellen gemeinsame Eigenschaft sein möchte.

Bezogen sich die bis dahin bekannten Fälle eigentlich hauptsächlich auf Circulationsströme, so zeigte Velten[5]) dass auch die Rotation eine sehr weit verbreitete Erscheinung ist, ja dass „kaum eine höhere Pflanze existiren möchte, in der nicht bei richtiger Anwendung der Untersuchungsmethode die Rotation wenigstens in einzelnen Zellen zur Anschauung gebracht werden könnte.“ Er vermehrte dabei das einschlägige Material ebenfalls ganz bedeutend und hielt es deshalb für ein Gesetz von allgemeinster Geltung[6]), „dass alles Protoplasma während einer gewissen Zeit seines Lebens die Fähigkeit hat, sich zu bewegen.“

---

1) R. Brown. Transactions Linn. Soc. 1833. p. 712.
2) Vergl. Meyen. Neues System der Pflanzenphysiologie. 1837—1839.
3) Vergl. Schleiden. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 1842.
4) Unger. Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855. p. 273.
5) Velten. Bot. Ztg. 1872. p. 647.
6) Velten. Flora. 1873. p. 82.

Schon Velten hatte vielfach in den Zellen der Gefässbündel Strömung beobachtet, die umfassendsten Untersuchungen nach dieser Richtung hin machte aber de Vries[1]). Er liess sich dabei von dem Gesichtspunkte leiten, dass die Diffusion wegen ihrer grossen Langsamkeit nicht ausreichen könne zur Erklärung der raschen Fortleitung der plastischen Stoffe in den Pflanzen, und dass die Stoffwanderung durch mechanische Bewegung vermittelt werden muss. Als solche sind aber nur die Protoplasmaströmungen bekannt, und de Vries kam zu dem Schluss „dass der Transport der organischen Baustoffe in den Pflanzen vorwiegend durch die Rotation und Circulation des Protoplasmas vermittelt wird[2]).“

Von dieser Anschauung ausgehend untersuchte de Vries eine grosse Anzahl von Pflanzen und fand, dass fast überall, wo er sie suchte, die Strömung vorhanden war.

Die Protoplasmaströmung findet sich mit Berücksichtigung der schon vorher bekannten Fälle:

> in Pilzhyphen; Siphoneen, Siphonocladiaceen, Conjugaten, Diatomeen, Prothallien; im embryonalen Gewebe der höheren Pflanzen; in den Luft- und Wurzelhaaren derselben; in den Zellen der Wurzeln und Rhizome; in der Epidermis; im Parenchym des Stengels und der Blätter; im Collenchym; in den Leitzellen des Phloëms, den Bastzellen, Siebröhren, Bastparenchym; im Cambium; in den jungen Gefässen und Holzzellen; in den Markstrahlen; in den Gefässbündeln der Laub- und Blumenblätter; in den Parenchymzellen der saftigen Früchte.

Die Strömung des Plasmas ist also in allen Gewebeformen vorhanden; sie fehlt in keiner. De Vries schloss deshalb auch, dass das Protoplasma nicht nur in einzelnen Lebensperioden beweglich ist, sondern so lange es überhaupt kräftig thätig ist[3]). Fast überall konnte er sich davon überzeugen; wo er jedoch keine Bewegung wahrnehmen konnte, nahm er an, dass sie durch die Präparation zum Stillstand gekommen war, in der intakten Pflanze aber vorhanden ist. Auch Hofmeister[4]) und Velten[5]) hatten der Prä-

1) De Vries. Bot. Ztg. 1885. p. 1 ff.
2) l. c. p. 3.
3) De Vries l. c. p. 23.
4) Hofmeister l. c. p. 36.
5) Velten. Bot. Zeit. 1872. p. 649.

paration einen schädigenden Einfluss und besonders dem Wasser eine hemmende und zerstörende Wirkung zugeschrieben. De Vries untersuchte daher seine Objekte stets in einer Zuckerlösung und auch erst dann, wenn sie nach einer ein- bis mehrstündigen Ruhe Zeit gehabt hatten, sich von den beim Präpariren erlittenen Schäden zu erholen.

Schon Velten hatte darauf hingewiesen[1]) dass das Plasma, wenn die Zellen im normalen Verbande stehen, in Ruhe sein kann und die Bewegung erst dann auftritt, wenn ein mechanischer Eingriff erfolgt ist. Auch Frank[2]) giebt an, dass die Strömung vielfach im normalen Zustande nicht vorhanden und erst eine Folge der Herstellung der Präparate ist, und er zeigte[3]), dass durch verschiedene äussere Einflüsse, durch welche die normalen Lebensbedingungen geändert werden, das Protoplasma in Bewegung versetzt werden kann, während im normalen Zustand eine solche Bewegung nicht vorhanden ist.

Diese Frank'schen Beobachtungen fanden Bestätigung und Verallgemeinerung durch die Untersuchungen von Ida A. Keller[4]), worin nachgewiesen wurde, dass die Protoplasmaströmung meist keine normale Erscheinung ist. Ist sie aus inneren Ursachen aufgetreten, so handelt es sich um absterbende Zellen, ging sie aus äusseren Bedingungen hervor, so ist sie eine Folge schädigender Einflüsse[5]).

Trifft nun auch die von Keller gewollte Verallgemeinerung nicht ganz zu, um so weniger als sie auch auf die normalerweise strömenden Zellen ausgedehnt wird, so ist es doch richtig, dass in vielen Fällen die Strömung erst in Folge äusserer Einwirkungen entsteht, während sie unter normalen Bedingungen nicht vorhanden ist. Sie ist dann nicht sofort nach der Anfertigung des Präparates sichtbar, sondern es vergeht erst einige Zeit, bevor sie wahrgenommen werden kann; man kann dann aber ihr Entstehen verfolgen und die

---

1) Velten. Bot. Ztg. 1872. l. c. p. 652.

2) Frank-Leunis. Synopsis I. 1883. p. 587. Vergl. auch Pfeffer. Physiologie. 1881. II. p. 392 und Zur Kenntniss der Plasmahaut. 1890. p. 278.

3) Frank. Ueber die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle. Pringsheim's Jahrbücher. VIII. 1872. p. 220, 292.

4) Ida A. Keller. Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. 1890.

5) Keller l. c. p. 47.

Veränderungen, die allmählich vor sich gehen, beobachten. Ist die Strömung dann einmal erst zu Stande gekommen, so kann man sie nicht leicht wieder zum Stillstand bringen, wie es denn auch möglich ist in Objekten, welche normalerweise Strömung nicht zeigen, solche durch äussere Eingriffe hervorzurufen; in einem solchen Falle zeigen dann die hierauf angefertigten Präparate die Strömung sofort[1]). In den Fällen, in welchen die Strömung schon normalerweise vorhanden ist, machen sich die äusseren Eingriffe häufig dadurch bemerkbar, dass die Strömung bedeutend intensiver wird.

Hofmeister[2]) war der Ansicht, dass die mechanischen Eingriffe bei der Anfertigung des Präparates eine vorübergehende Aufhebung der Bewegung zur Folge hätten, und dass die Bewegungen erst nach einer Zeit der Ruhe des Präparates wieder eintreten; während thatsächlich vorhandene Bewegung beschleunigt zu werden pflegt. Frank[3]) dagegen erkannte ganz richtig, dass gerade diese Ursachen die Strömung hervorrufen. Wigand[4]) stimmt weder dem einen noch dem andern unbedingt bei. Er nimmt an, dass die Strömung keineswegs immer in der Zelle vorhanden sei, sondern längere Zeit pausiren könne (auch Hanstein[5]) hatte sich dahin ausgesprochen, dass normal der Zustand der Ruhe mit dem der Bewegung abwechsele), vielleicht auch nur in einem ganz vorübergehenden Stadium auftrete. Aus dieser Ruhe wird das Plasma bei Anfertigung des Präparates wieder geweckt, oder aber die Bewegung wird hervorgerufen, wenn sie vorher überhaupt noch nicht vorhanden war. Den Anstoss zu dem Auftreten der Strömung findet er jedoch nicht in den mechanischen Eingriffen, sondern in dem Licht- und Wärmereiz der durch den Mikroskopspiegel concentrirten Lichtstrahlen. Dass diese jedoch nicht den Reiz ausüben, geht daraus hervor, dass Präparate Strömung zeigen, auch wenn sie nicht dem Licht des Spiegels ausgesetzt waren, ja, sogar wenn sie im Dunkelzimmer aufbewahrt wurden. — Allerdings führt Wigand eine Beobachtung

1) Vergl. auch Keller l. c. p. 10.
2) Hofmeister l. c. p. 50.
3) Frank-Leunis l. c. p. 587.
4) Wigand l. c. p. 214.
5) Hanstein l. c. p. 169.

an, wonach ein dunkel und warm gehaltenes Präparat keine Strömung erhielt, während in dem beleuchteten und sogar kühl gehaltenen Strömung aufgetreten war. In den mehrfach von mir beobachteten Fällen genügte aber stets die Verletzung allein, um auch im Dunkeln die Strömung entstehen zu lassen. —

Die de Vries'sche Theorie, dass die Protoplasmaströmungen ein ausgezeichnetes Mittel für den Stofftransport sind, ist nun nach dem Bekanntwerden des Umstandes, dass die Strömungen häufig secundärer Natur sind und erst nach Herstellung des Präparates entstehen, hinfällig geworden. Zwar findet sich auch in den Stoffleitungsbahnen mitunter Strömung primär, doch ist dies immerhin ziemlich selten der Fall; auch ist die Strömung dann eine äusserst langsame — sie wird erst nach einiger Zeit im Präparat intensiver — und wäre jedenfalls nicht im Stande, den von de Vries gewünschten Effect zu erzielen. Ueberdies ist die Annahme eines Transportmittels keineswegs nothwendig. Die mechanische Mischung der in die Zelle aufgenommenen Stoffe kann durch die vorhandenen Temperaturdifferenzen, das Wachsthum der Zelle, die Wasserbewegung, Gewebespannung und sonstige Aenderungen im Protoplasma leicht bewirkt werden[1]). Unterstützt wird dann natürlich auch die Vermischung durch die Strömungsbewegungen des Plasmas, infolge deren sich ja auch der Zellsaft in Bewegung befindet. Es ist daher für den Stofftransport nur noch die Arbeit nöthig, welche geleistet werden muss, damit die Stoffe die Zellwände passiren können. Diese Durchwanderung erfordert nun zwar eine grössere Zeitdauer als die viel schneller erfolgende Mischung, doch ist auch andererseits der durch die Wände zurückzulegende Weg im Verhältniss zu der ganzen zu durchlaufenden Strecke ein recht geringer. Ausserdem erfolgt die Diosmose gelöster Stoffe durch die permeablen Zellwände schnell genug, und einmal erst durch die Zellwand gelangt, bietet das Protoplasma der Aufnahme der Stoffe wohl keine Schwierigkeiten mehr. — Mit Rücksicht auf die de Vries'sche Annahme sei übrigens noch darauf hinge-

1) Vergl. Pfeffer. Physiologie. 1881. I. p. 59, 332, 336. Ueber Aufnahme von Anilinfarben p. 314, 315.



wiesen, dass zur Zeit der grössten Stoffwanderung aus den Cotyledonen dort keine Plasmaströmung stattfindet.

Während so in einer sehr grossen Zahl von Zellen die Protoplasmaströmung erst durch äussere Einwirkungen hervorgerufen wird, ist sie in vielen anderen Fällen normalerweise schon primär vorhanden. Sehr häufig wird die Strömung auch in diesen Fällen nach Fertigstellung des Präparates intensiver und allgemeiner.

Die primäre Strömung findet sich bei vielen Pilzen, bei den Algen, welche überhaupt die Strömung zeigen, also Conjugaten, Siphoneen u. s. w.; in den Luft- und Wurzelhaaren vieler Pflanzen; in manchen Wurzeln, z. B. den Gefässbündelzellen von Vallisneria spiralis; in den Epidermiszellen vieler Crassulaceen; in sehr vielen Zellen der Blätter von Elodea canadensis; in den Blattparenchymzellen mancher Pflanzen z. B. Sagittaria sagittaefolia im Rindenparenchym, z. B. bei Primula sinensis in einzelnen Zellen; bei manchen Pflanzen im Cambium und auch im Bast; in Pollenschläuchen u. a. m.

Auch diese in den hier angeführten Fällen normal und unter den für die Pflanze günstigen Bedingungen auftretende Bewegung soll nach Ida A. Keller keine normale Erscheinung sein[1]). Als einziger Grund ist dabei nur der massgebend, dass die Strömung erst mit dem Tode erlischt, und dass die Strömung bei den Haaren erst „in einem späteren Entwickelungsstadium der betreffenden Zellen“ [2]) eintritt, nämlich mit dem Auftreten der Vacuole. Unentwickelte, kräftig wachsende und sich weiterentwickelnde Zellen — wie die Haare, — oder gar sich lebhaft theilende — wie die Cambiumzellen — als „absterbende Zellen“ [3]) zu bezeichnen, dürfte aber mindestens als gewagt erscheinen.

Den Fällen, in welchen die Strömung primär vorhanden ist, und denen, in welchen sie secundär entsteht, stehen nun auch zahlreiche andere gegenüber, in denen sie überhaupt nicht hervorgerufen werden kann[4]). Solche Zellen finden sich in allen Geweben, und man bemüht sich auch an gewissen Luft- und Wurzelhaaren

1) Keller l. c. p. 12, 40.
2) l. c. p. 39.
3) l. c. p. 47.
4) Vergl. auch de Vries l. c. p. 20.

vergeblich, Strömung zu erzielen. Mitunter giebt sich eine Wirkung des mechanischen Eingreifens wenigstens dadurch zu erkennen, dass in chlorophyllführenden Zellen die Chloroplasten aus dem normalen Zustand der Epistrophe in den der Apostrophe übergehen, zu einer (deutlich wahrnehmbaren) Strömung des Protoplasmas kommt es aber auch dort nicht.

Im folgenden Abschnitt soll nun die Wirksamkeit der äusseren Eingriffe geschildert werden.

III. Hervorrufen der Strömung.

Durch verschiedene innere und äussere Einwirkungen gelingt es in vielen Fällen, das Protoplasma, welches sich vorher in relativer Ruhe befand, zum Strömen zu bringen. Es reagiren aber selbstverständlich nicht alle Protoplasten auf solche Eingriffe und auch nicht, falls sie reagiren, in der nämlichen Weise. Je empfindlicher sich das Protoplasma gegen äussere oder innere Angriffe bezüglich der Strömung verhält, um so deutlicher wird sich der Erfolg des Eingriffes zu erkennen geben und im günstigen Fall wird die Reizwirkung auf das Protoplasma uns als wahrnehmbare Bewegung entgegentreten.

Da in dieser Bewegung sich eine der Lebensthätigkeiten des Protoplasmas äussert, und die Protoplasmaströmung mit dem Tode des Protoplasten erlischt, so müssen sich jene Eingriffe innerhalb der Grenzen halten, in welchen das Leben der Pflanze überhaupt ermöglicht ist. Aber wenn an diesen Grenzen die Pflanze gerade noch ihr Dasein fristet, können gleichwohl noch im Protoplasmaorganismus ziemlich weitgehende Veränderungen erzielt werden, ehe die Lebensthätigkeit gänzlich zerstört ist.

Die Wirkungen der äusseren Agentien sind im Allgemeinen langsamer Natur, welcher Umstand wohl auf eine langsamere Reactionsfähigkeit des Plasmas hindeutet. In Folge der individuellen Verschiedenheiten der Protoplasmaorganismen geben sich jedoch auch diese langsamen Wirkungen nicht in gleicher Weise bei den verschiedenen Eingriffen kund.

Die Wirkungen der Agentien sollen nun im Folgenden getrennt geschildert werden.

1. Lösung der Zellen aus ihrem natürlichen Verbande.

Es leuchtet wohl ohne weiteres ein, dass durch die gewaltsame Lostrennung einzelner Zellen aus der ganzen Zellenrepublik die normalen Bedingungen, unter welchen sie sich vorher befunden haben, auf das schroffste geändert werden, und das Gleichgewicht der Protoplasmamoleküle auf das nachhaltigste gestört wird. Beachtet man ausserdem noch, dass auch häufig die Zellen nach Herstellung des Präparates sich in einem anderen Medium — wenigstens mittelbar; bei äussert dünnen Schnitten aber auch direct — befinden, und dass dieses Medium — gewöhnlich wohl Wasser — auch von einer ganz anderen Zusammensetzung als der Zellsaft ist, so kann es kaum Wunder nehmen, dass man mit dieser Methode die grössten Erfolge erzielt, und sich auf diese Weise am häufigsten die inneren Störungen des Gleichgewichtes als Bewegungen des Protoplasmas kundgeben. Insofern diese Bewegungen sich nur in einer allmählichen Umlagerung der Chlorophyllkörner bemerklich machen, soll im folgenden nicht näher darauf eingegangen werden; für diese Fälle sei auf die Untersuchungen Frank's[1]) und Stahl's[2]) verwiesen.

Da das Wasser, wie schon Hofmeister[3]) beobachtete, mitunter einen schädigenden Einfluss dadurch ausübt, dass es das Plasma schaumig werden, sich zusammenziehen und schliesslich absterben lässt, noch bevor die Strömung eintritt, so müssen solche Objecte in einem specifisch dichteren Medium, dessen Beschaffenheit der des Zellsaftes näher kommt, untersucht werden. Es wandte zu dem Zwecke Velten[4]) Gummilösung an. Die folgenden Untersuchungen wurden, wenn nicht in Wasser, in Rohrzucker- oder Salpeterlösung von geringer Concentration (Rohrzucker 4—5 %, Salpeter 1—2 %) vorgenommen. Bei den im Wasser lebenden Pflanzen ist natürlich eine solche Anwendung nicht geboten, da in dieser Beziehung die normalen Bedingungen ja nicht geändert werden. Diese Wasserpflanzen mögen hier zunächst betrachtet werden.

1) Frank. Pringsheim's Jahrb. VIII. p. 216.
2) Stahl. Bot. Ztg. 1880. p. 297.
3) Hofmeister l. c. p. 36.
4) Velten. Bot. Ztg. 1872. p. 649.

Die langlinealischen Primordialblätter von Sagittaria sagittaefolia bleiben stets untergetaucht. Sie besitzen ausser den Epidermiszellen der Ober- und Unterseite noch einzelne Reihen von Zellen, welche die beiden Aussenseiten mit einander verbinden und stets an die im Innern befindlichen luftführenden Intercellularräume so grenzen, dass immer zwei ihrer Seiten zur Intercellularwand gehören. Diese Zellen besitzen gewöhnlich einen dicht anliegenden Protoplasmaschlauch, in welchem die Chlorophyllkörner in der bekannten Weise eingebettet liegen. Mitunter findet man jedoch auch Zellen, in welchen feine Plasmafädchen sich von einer Wand zur anderen hinüberspannen, ein Vorkommen, welches durchaus nicht selten ist. In solchen Zellen findet man nun sofort nach schnellster Anfertigung des Präparates in diesen Plasmasträngen Strömung der Körnchen und zwar ist dieselbe ziemlich lebhaft. Diese primäre Circulationsströmung wurde nicht nur in den Epidermiszellen von Flächenschnitten der submersen Primordialblätter beobachtet, sondern sie wurde auch sofort an geeigneten Epidermiszellen der Luftblätter wahrgenommen. Viel besser zeigt sie sich in den die Intercellularräume theilenden Mesophyllzellen und ganz besonders gut an denen der Luftblätter, und zwar besonders schön im Blattstiele.

Es ist in allen diesen Fällen gewöhnlich nur das Protoplasma im Strömen begriffen; nur selten wird ein Chlorophyllkorn von dem Strome mitgeführt.

Wenn man jedoch einen solchen Schnitt einige Zeit sich selbst überlässt, so wird ziemlich bald die Strömung bedeutend schneller und auch intensiver. Die Chlorophyllkörner werden anfangs ruck- und stossweise, dann aber im schnellen Strome einzeln vorwärts bewegt, schliesslich stossen wohl mehrere zusammen und werden auf diese Weise alle zusammen weiter transportirt. Ziemlich häufig geht diese lebhafte Circulationsströmung auch in Rotation über, in welchem Falle dann natürlich stets die Chlorophyllkörner von der Strömung mitgeführt werden; mitunter kommt es auch vor, dass sich der Zellkern passiv an der Rotation betheiligt[1]).

Lässt man nun, nachdem die Rotation eingetreten ist, das Präparat einige Zeit — etwa 24 Stunden — liegen und beobachtet dann wieder, so findet sich, dass die Strömung bedeutend an Stärke

1) v. Mohl. Bot. Ztg. 1846. p. 91 u. 93.

und Schnelligkeit abgenommen hat. Die Rotationsströmung ist zur Circulation zurückgegangen; die Chlorophyllkörner befinden sich alle in Ruhe an den Seitenwänden der Zelle und nur die Plasmakörnchen werden von den Protoplasmasträngen fortgeschwemmt. Noch ist diese Strömung (nach 24 Stunden) recht lebhaft, aber nach längerer Zeit — die Präparate halten sich viele Tage, ja, Wochen lang unter dem Deckglase lebendig — wird sie langsamer und nimmt etwa dieselbe Geschwindigkeit an, welche sie bei der Herstellung des Präparates besass. Diese Bewegung behält dann das Protoplasma in den meisten Fällen bis zum Tode der Zelle bei[1]).

In den Zellen der Blattoberseite von Elodea canadensis bedecken im normalen Zustand die Chlorophyllkörner in gedrängter Schicht die Aussenseite. Es finden sich jedoch auch stets solche Zellen, welche die Chlorophyllkörner in weniger dichter oder auch wohl zerstreuter Vertheilung zeigen und deshalb einen Einblick in das Protoplasma gestatten. Man findet dann häufig, dass nicht nur in wandständiger Schicht, sondern auch in quer durch die Zelle laufenden Strängen das Protoplasma vertheilt ist. In diesen Fäden nun bemerkt man sofort, wenn man ein vom Spross abgetrenntes Blatt unter das Mikroskop bringt, Protoplasmaströmung; sie ist nicht ganz leicht sichtbar, da das Plasma recht arm an Körnchen ist und nur an diesen das Vorhandensein einer Strömung constatirt werden kann, denn die Chlorophyllkörner befinden sich vollständig in Ruhe. Indessen bei einiger Uebung gelingt es doch, sich vom Vorhandensein der primären Strömung zu überzeugen, und man kann dann den Uebergang dieser Circulation in die Rotation verfolgen[2]). Derselbe erfolgt in ganz ähnlicher Weise wie das soeben für Sagittaria angegeben wurde: zunächst wird die Plasmacirculation lebhafter, dann werden einzelne und darauf alle Chlorophyllkörner mitgerissen und schliesslich geht die Circulation in die Rotation über; an dieser sind alle Chlorophyllkörner betheiligt und auch der Zellkern nimmt in den meisten Fällen an der Rotation

1) Vergl. auch Frank l. c. p. 231.

2) Velten (Bot. Ztg. 1872. p. 652) giebt an, dass bei Elodea die Circulation den Uebergang bildet von der Glitschbewegung zur Rotation; er hielt offenbar die primäre, nicht sehr körnchenreiche Circulation für Glitschbewegung.

theil[1]). Bevor jedoch die Rotation in den Zellen der Oberseite zu Stande kommt, hat sich gewöhnlich die Strömung in den Zellen der Mittelrippe von dem Schnittrande bis nach der Spitze hin fortgesetzt, wozu je nach den Individuen eine Zeit von sechs Minuten bis über eine halbe Stunde erforderlich ist. An der Wundstelle entsteht die Rotation zuerst und zunächst in der Mittelrippe, durch welche sie sich am schnellsten fortpflanzt. Sie geht dann allmählich auch auf die Zellen der Blattober- und zuletzt die der Blattunterseite über, bis zuletzt die sämmtlichen Zellen des Blattes sich in lebhafter Rotation befinden[2]).

Diese Rotation bleibt häufig dauernd, bis mit dem Tode der Zelle die Strömung zum Stillstande kommt. Zuweilen aber kommt es auch hier vor, dass der Reiz ausklingt, die Strömung wieder zurückgeht und schliesslich der alte Zustand wieder hergestellt wird. Auch in solchen Fällen machen sich individuelle Unterschiede aufs auffallendste bemerkbar. In einem Falle war in einem Blatt, welches eine Stunde nach dem Abtrennen vom Spross überall lebhafte Rotation gezeigt hatte, nach fünf Stunden die langsame Circulation wieder eingetreten, in einem anderen Falle waren 28 Stunden nöthig gewesen, um den früheren Zustand wieder herzustellen.

Während hier der Reiz mit der Zeit seine Wirkung verliert, beobachtet man dem entgegen auch, dass an ganzen Sprossen die Strömung nicht zum Stillstand kommt, nachdem sie durch die Abtrennung entstanden ist und sich bis in die Spitze fortgesetzt hat. Allerdings trifft dies selten zu, aber wir sehen doch daraus, dass hier mitunter die individuellen Unterschiede ganz bedeutend und zuweilen beim Zustandekommen der Strömung Faktoren im Spiel sind, die wir zur Zeit noch nicht beherrschen.

Das Gewöhnliche ist jedoch bei Elodea, dass der durch die Abtrennung bewirkte Reiz sich im Spross nicht weit fortsetzt und

1) Entgegen der Angabe Wigand's (l. c. p. 205) muss ich das Vorhandensein der Zellkerne in den Zellen auch der ausgewachsenen Blätter betonen. An gehärteten und mit Nigrosin gefärbten Blättern waren die Kerne in allen Zellen sichtbar.

2) Ich muss hier Frank's Angaben (l. c. p. 237) bestätigen, wonach bei allen Zellen der Typus der Veränderung derselbe ist. Wigand behauptete irrthümlich Unterschiede in den verschiedenen Zellen; dieselben sollen bleibende und sofort bemerkbare sein (l. c. p. 175).

sehr bald zurückgeht. Wenn z. B. in einem von einem Spross losgetrennten Blattstück nach einer Stunde überall Rotation eingetreten ist, dann zeigt der Spross und sogar die an ihm sitzende Blatthälfte meist ganz normales Verhalten. Nur die unmittelbar an der Schnittkante befindlichen Zellen zeigen lebhaftere Plasmaströmung.

Ist nun natürlich die Verletzung, wenn der Stengel durchschnitten wird, eine viel schwerere, so ist es doch auch dann das gewöhnliche, dass der Reiz nach einiger Zeit überwunden wird und das normale Verhalten wieder eintritt[1]).

An dieser Stelle mag es gleich Erwähnung finden, dass auch primäre Rotation an normalen, gesunden Blättern beobachtet werden kann. Es findet sich dieselbe in absterbenden Zellen und deren allernächster Nachbarschaft. Hier beobachtet man auch nach der Abtrennung der Blätter vom Spross die Rotation — abgesehen von den Zellen der Mittelrippe — am ehesten; gewöhnlich ist sie auch in diesen Zellen am schnellsten[2]). Es muss jedoch bemerkt werden, dass diese Rotation sich nicht regelmässig an dazu geeigneten Blättern zeigt. Nicht nur die Zellen, welche die absterbenden Zellen umgeben, zeigen bisweilen das gewöhnliche Verhalten, auch sogar die absterbenden lassen keine aussergewöhnlichen Strömungen erkennen. Indessen ist ein solches Verhalten nicht stets zu beobachten und man findet dem entgegen oft ganze Blätter, die im Absterben begriffen sind und in allen Zellen die Rotationsströmung zeigen und auch bis zu ihrem Tode beibehalten.

Auch Vallisneria spiralis gestattet ein Beobachten im intakten Zustande. Das Protoplasma befindet sich dann, soweit sich dies erkennen lässt, in Ruhe und die Chlorophyllkörner an den der Aussenfläche parallelen Wänden. Durchschneidet man jedoch das Blatt und untersucht nun den abgeschnittenen Theil, oder beob-

---

1) Sogar im untersten Blattquirl eines abgetrennten Sprosses kommt es häufig nicht zur Rotation.

2) Es hätten diese Thatsachen wohl richtiger weiter unten, wo von den Wirkungen chemischer Agentien die Rede ist, angeführt werden müssen, da jedenfalls durch die beim Absterben auftretenden Stoffwechselproducte und deren Aufnahme in die Nachbarzellen dort die Strömung hervorgerufen wird. Da aber durch leichte Verletzungen, z. B. Nadelstiche, die Strömung und das Absterben einzelner Zellen hervorgerufen werden kann, so dürfte die Erwähnung jener Rotationsbewegung schon an dieser Stelle vielleicht gerechtfertigt erscheinen.

achtet man Flächenschnitte, so nimmt man wahr, dass allmählich das Plasma in immer lebhaftere Bewegung geräth, und dass es schliesslich nicht nur die Chlorophyllkörner, sondern auch den Zellkern mit rotiren lässt. Dies ist das gewöhnliche Verhalten der langen Mesophyllzellen. Das Plasma der Epidermiszellen kommt meist nicht zur Rotation, wenigstens ist das nur ausnahmsweise der Fall; die Chlorophyllkörner gehen von der Aussenwand auf die Seitenwände über und das Protoplasma befindet sich höchstens in träger Circulation.

Es vergehen meist einige (bis fünf) Minuten, ehe die Rotation deutlich erkennbar ist; sie setzt sich dann von der Verletzungsstelle aus weiter fort. Die Fortpflanzung des Reizes ist jedoch keine gleichmässige, da die Strömung in gewissen Zellzügen ziemlich schnell, in anderen erst nach längerer Zeit auftritt. So wurde ein 45 mm langes Blatt 10 mm von der Ansatzstelle aus abgeschnitten. Die Rotation setzte sich von der Schnittfläche nach der Spitze zu fort und war nach 15 Minuten 18 mm, nach 20 Minuten 25 mm weit und nach weiteren fünf Minuten bis zur Spitze vorgeschritten. Aber nur in einzelnen Zellreihen war Strömung vorhanden; Rotation in fast allen Mesophyllzellen war erst am anderen Tage eingetreten.

Ein anderes Blatt von 150 mm Länge, in welchem sich das Plasma der Zellen in Ruhe befand, wurde in der Pflanze sitzend durch einen Nadelstich verletzt. Nach einer viertel Stunde war in der Nähe der Verletzung das Protoplasma durch die ganze Breite des Blattes in lebhafter Strömung; die Strömung setzte sich sowohl nach der Spitze als nach der Basis zu langsam fort und zwar spitzenwärts 11 mm weit, bis zur Basis 38 mm weit, worauf sie bis zum andern Tage wieder zum Stillstande kam.

Vallisneria ist überhaupt viel weniger empfindlich als Elodea. So wurde ein ca. 4 cm langes Stück von einem Blatte abgeschnitten und von diesem Stück noch zwei Flächenschnitte entnommen. Gleichwohl trat nach einigen Tagen vollständige Ruhe ein und das Blattstück hielt sich mehrere Wochen lang lebendig. Während dieser Zeit wurde es verschiedene Male durch ziemlich kräftiges Bestreichen mit einem Pinsel gereizt, worauf dann stets das Protoplasma zur Rotationsströmung, nach einiger Zeit aber auch wieder zum Stillstande kam. Das Blatt ging schliesslich zu Grunde, ohne dass vor dem Tode noch eine Rotationsströmung zu Stande

gekommen wäre; die Zellen an den Schnitträndern waren natürlich schon vorher, gleich nach dem Erlöschen der ersten Strömung abgestorben.

Dem gegenüber stehen auch hier vereinzelte Beobachtungen, wonach die Rotationsströmung, welche künstlich hervorgerufen war, selbst in längeren Blättern erst mit dem Tode des Blattes zum Stillstand kam.

In der Wurzel findet man stets — sowohl in der Epidermis als auch in dem Gefässbündel — einzelne Zellen in Strömung; diese Strömung wird nach einiger Zeit im Präparat viel lebhafter. Recht intensiv war sie vorhanden in allen Wurzeln eines Exemplares, welches ganz kurz vorher aus dem schlammigen Boden, in welchem es wurzelte, ausgezogen und in Wasser gesetzt worden war. Hier hatte also offenbar die Erschütterung, die durch das Ausziehen bewirkt war, die Strömung beschleunigt.

Die Wurzelhaare von Hydrocharis Morsus ranae zeigen primäre Strömung. Dieselbe ist in den älteren Wurzelhaaren bedeutend schneller als in den jüngeren; in einem Falle wurde sie 10 mm über den untersten, aber schon strömenden Haaren dreimal so schnell gefunden.

An Flächenschnitten durch die Blätter beobachtet man zunächst keine Plasmaströmung; sie tritt erst nach einiger Zeit secundär auf. Secundär erscheint auch die Plasmaströmung in den dünnen und wie bei Elodea durchsichtigen Blättchen, welche in den Blattachseln stehen, durch die Verletzung, die die Blättchen beim Abreissen erfahren.

In primärer Circulation findet sich das Plasma in den Epidermiszellen der Wurzel von Trianea bogotensis. Quer durch das Zelllumen gespannte Stränge zeigen das Plasma in Strömung; dieselbe wird jedoch noch lebhafter, wenn ein durch Verletzungen ausgeübter Reiz seine Wirkung beginnt.

Die Wurzelhaare zeigen eine äusserst intensive primäre Rotation.

Primär ist auch die Circulationsströmung in den Blattzellen der Intercellularscheidewände. Dieselbe ist sofort nach Anfertigung des Präparates vorhanden und ist vornehmlich reine Plasmaströmung; doch ist sie nicht selten so stark, dass sie auch hin und wieder Chlorophyllkörner mitführen kann. Nach einiger Zeit fängt der durch den Schnitt ausgeübte Reiz an zu wirken, die Strömung wird lebhafter und stärker, die Chlorophyllkörner werden mitgerissen und

die Circulation geht in Rotation über, an welcher zuweilen auch der Zellkern theilnimmt.

Wird das Blatt (durch Einschnitte z. B.) verletzt, so geht auch schon im Blatt die Circulation in die lebhaftere Rotation über, und Schnitte, die von einer solchen Stelle einige Zeit nach Zufügung der Verletzung entnommen werden, zeigen dann auch sofort das Protoplasma und die Chlorophyllkörner in schneller Rotationsströmung. Das Gleiche ist häufig auch der Fall, wenn die Schnitte von alten Blättern herrühren, die im Begriffe sind abzufaulen, ein ähnliches Vorkommen, wie wir es schon bei Elodea gefunden haben.

Gestatten die bisher erwähnten Wasserpflanzen einen Einblick in die Zellen meist ohne vorgängige Verletzungen, so ist es bei den nun folgenden Landpflanzen in den meisten Fällen nicht möglich, sich ohne operativen Eingriff von dem etwaigen Vorhandensein einer Strömung zu überzeugen. Es sind daher im Folgenden vorzugsweise Schnitte untersucht worden.

Radiäre Längsschnitte zeigen im Holze vieler Coniferen Plasmaströmung[1]) und zwar besonders in den Parenchymzellen der Markstrahlen aber auch im Jungholz und Jungbast[2]). Die Strömung tritt erst einige Zeit nach Herstellung der Präparate auf, ist also eine Folge der Verletzung. Es wurden mehreren Abietineen untersucht (Abies Nordmanniana, Picea excelsa, Larix europaea, Pinus silvestris, P. Laricio), welche alle ein ziemlich übereinstimmendes Verhalten zeigten: etwa 5 Minuten nach Anfertigung des Schnittes zeigte sich die Strömung zunächst in den Markstrahlzellen des Cambiums, von wo aus sie sich sowohl in das Holz als in den Bast fortsetzte; auch im Jungbast und Jungholz fand sie sich nicht selten. Gewöhnlich ist es eine sehr lebhafte Circulation, die jedoch auch, und das besonders in den Markstrahlen, in Rotationsströmung übergehen kann.

Eine Pflanze, an welcher de Vries mehrere seiner Beobachtungen machte, ist Tradescantia. Bekannt ist schon seit langer Zeit, dass die Staubfädenhaare primäre Circulationsströmung zeigen. Sie tritt schon in sehr jungen Haaren auf, ist aber besonders schön

1) Vergl. Russow. Dorpater Naturforscher-Versammlung. 1881. p. 16; 1882. p. 381.

2) Keller l. c. p. 28 giebt auch für die Markzellen von Pinus- und Abies-Arten Primärströmung an.

und deutlich in denen der geöffneten Blüthen zu sehen. Secundär entsteht die Strömung in fast allen Geweben bald nach Herstellung der Schnitte. Besonders intensiv ist die Plasmaströmung im Bast und im Grundgewebe, wo die Chlorophyll- und Stärkekörner meist von der Strömung mitgeführt werden. Untersucht wurden Tradescantia discolor und virginica. Durch weitere Verletzungen wird die Strömung, nachdem sie einmal entstanden ist, nicht sistirt und in dem quer durchschnittenen Präparat strömte das Plasma ebenso lebhaft fort wie vorher. Ja sogar in den querdurchschnittenen Zellen wurde die Strömung erst allmählich durch das eindringende Wasser gehemmt oder vielmehr dadurch, dass das Protoplasma und seine Stärkeeinschlüsse nach und nach herausströmten und in das Wasser traten.

Wird die Strömung dem Plasma der Pflanze vor der Herstellung der Präparate durch äussere Verletzungen inducirt, so zeigen natürlich die Präparate die Strömung sofort.

Schon mehrfach ist im Vorstehenden die primäre Strömung von der häufiger vorkommenden secundären Strömung unterschieden worden und auch im vorhergehenden Abschnitt ist kurz bemerkt worden, dass die Plasmaströmung durch äussere Eingriffe der Pflanze inducirt werden kann. Es sei nun an dieser Stelle in einigen Sätzen mitgetheilt, in welcher Weise festgestellt werden kann, ob eine Strömung primär vorhanden ist oder erst secundär entsteht.

An einzelnen Objekten können wir uns, ohne die Pflanze zu verletzen, davon überzeugen, dass eine Strömung normalerweise nicht vorhanden ist. Beobachten wir z. B. mit allen Cautelen ein Blatt von Vallisneria spiralis, so werden wir eine Strömung des Plasmas nicht wahrnehmen (natürlich handelt es sich hierbei nur um die deutlich sichtbaren Strömungen, nicht um die mit den molecularen Umlagerungen verbundenen Bewegungen, die selbstverständlich in jedem lebensfähigen Plasma vor sich gehen werden). Fügt man nun diesem Blatt eine Verletzung zu durch Abschneiden oder Stechen, so tritt secundär infolge der Verletzung nach einiger Zeit die Plasmaströmung auf; dieselbe wird dann, wie geschildert, im Laufe einiger Minuten allgemeiner und lebhafter. Stellen wir nun von diesem Blatt, bei dem wir uns also überzeugt haben, dass eine deutliche Protoplasmaströmung vorhanden ist, ein

Präparat her, indem wir einen Schnitt entnehmen, und beobachten dasselbe so schnell wie möglich, so werden wir in diesem Präparat die Strömung sofort wahrnehmen und werden bemerken, dass dieselbe nicht zum Stillstand kommt. Es wird also durch das Schneiden, Drücken des Deckglases, überhaupt durch das Präpariren die vorhandene Strömung nicht gehemmt. Wir können also annehmen, wenn Plasmaströmung erst im Präparat nach einiger Zeit entsteht, dass dieselbe nicht primär in der Pflanze vorhanden war.

Auch noch weitere Beobachtungen sprechen für diese Annahme. Nimmt man von einem Stengelstück der Tradescantia virginica Längsschnitte, so zeigen diese zunächst keine Strömung. Dieselbe tritt jedoch nach einiger Zeit auf und wird allmählich lebhafter. Es wäre nun vielleicht möglich, dass im intakten Stengel die Strömung vorhanden war, aber durch die Anfertigung des Schnittes und die Herstellung des Präparates sistirt wurde und nun allmählich wieder aufgetreten ist. In diesem Falle müsste sich nun nach einiger Zeit auch an dem Stengelstück, von welchem der Schnitt herrührt, das Plasma wieder in Bewegung befinden, da ja der Schnitt mittlerweile die Strömung erhalten hat. Stellen wir hierauf nun von dem Stengelstück einen neuen Schnitt her, so müsste dieser, falls vorhandene Strömung durch Präpariren sistirt wird, wie der erste Schnitt die Strömung erst allmählich bekommen. Der zweite Schnitt zeigt aber die Strömung sofort. Es übt also auch in diesem Falle die Präparation auf das Strömen des Plasmas einen hemmenden Einfluss nicht aus. Dies erhellt auch daraus, dass das Plasma der Schnitte selbst dann nicht die Strömung aufgiebt, wenn die Schnitte mit der Präparirnadel noch weiter zerschnitten werden.

Wir sehen also, dass die Protoplasmaströmung durch die Präparation nicht zum Stillstand gebracht wird. Wenn daher in einem Präparat die Strömung nicht sofort vorhanden ist, sondern erst nach einiger Zeit und allmählich entsteht, so haben die Zellen des betreffenden Pflanzentheiles, von dem die Präparate herrühren, keine Primärströmung.

Ist dagegen sofort nach Anfertigung des Präparates Strömung zu beobachten, so hat das Plasma des untersuchten Pflanzentheiles schon vor Herstellung des Präparates die Strömung besessen. Dieselbe kann nun einestheils normaler-

weise vorhanden sein (wie bei den Wurzelhaaren von Trianea, Hydrocharis, vielen Lufthaaren, den Zellen der Intercellularscheidewände von Sagittaria, Trianea u. s. w.), andererseits kann sie auch den betreffenden Pflanzentheilen künstlich durch äussere Eingriffe inducirt worden sein.

Verletzt man z. B. durch einen Schnitt oder auch durch einen Nadelstich Blätter von Vallisneria, Stengel von Tradescantia u. s. w., so wird nach einiger Zeit das Plasma zunächst in der Nähe der Verletzungsstelle, später auch weiterhin, in Strömung geraten. Stellt man dann von diesen verletzten Pflanzentheilen Präparate her und untersucht sie so schnell wie möglich, so zeigen diese Präparate sofort die Protoplasmaströmung und behalten sie natürlich auch. In einem solchen Falle, in welchem also das Präparat Primärströmung zeigt, kann man übrigens häufig, wie auch schon erwähnt, die Beobachtung machen, dass die Strömung an Schnelligkeit zunimmt.

Es sei also nochmals betont, wenn im Präparat Plasmaströmung sofort beobachtet werden kann, so ist dieselbe auch in dem betreffenden Pflanzentheil primär, d. h. vor der Herstellung des Präparates vorhanden, und zwar entweder normal oder durch innere bez. äussere Eingriffe inducirt; entsteht die Strömung im Präparat erst nach einiger Zeit und allmählich, so ist in dem untersuchten Pflanzentheile Strömung nicht vorhanden gewesen, tritt aber nun natürlich infolge der Verletzung auch auf.

Dass auch noch andere wie diese verletzenden Eingriffe die Plasmaströmung hervorrufen können, wird sich im weiteren Verlauf der Darstellung ergeben.

Bei einigen jungen bis 6 cm hohen Pflänzchen von Zea Mais, Triticum vulgare, Hordeum vulgare wurde in den Epidermiszellen, in welchen sich das Plasma stets in Ruhe befindlich zeigte, Strömung durch Abziehen oder Abschneiden der Epidermis hervorgerufen. Die Strömung trat stets erst nach einiger Zeit auf; bei Zea Mais schon nach 15 Minuten und auch recht lebhaft und kräftig, bei Triticum und Hordeum meist erst nach einer Stunde.

Die Stengel von Zea Mais wurden dann in Wasser gestellt und erst nach einigen Tagen untersucht, der Reiz hatte seine Wirkung verloren, denn selbst dicht über der Schnittfläche war in den Epidermiszellen keine Strömung mehr bemerkbar.

Auch ein Versuch an Triticum bestätigte wieder, dass ein geringer Reiz auch nur eine kleine Wirkung erzielt. Es wurde ein Pflänzchen durch einen Nadelstich verletzt und dann die Epidermis an der Wundstelle untersucht. Die zwei Zellen, welche die Nadel getroffen hatte, waren natürlich abgestorben, die umgebenden zeigten das Plasma in schneller Strömung, aber es waren nur die allernächsten Zellen davon ergriffen; schon die vierte Zelle von der Wundstelle zeigte das normale Verhalten.

Auch in der abgerissenen oder abgeschnittenen Epidermis von Sinapis alba entsteht nach etwa einer Stunde Plasmaströmung, welche in den sofort untersuchten Präparaten nicht vorhanden ist; in Längsschnitten durch den Stengel entsteht die Strömung gleichfalls secundär.

Bei Sida Napaea fand Velten[1]) zuerst die Strömung im Cambium. Sie ist aber nicht hier allein, sondern auch im Bast als primäre Circulation vorhanden, und ist sofort nach Anfertigung des Präparates in für die Beobachtung günstigen Zellen zu erkennen. Die Strömung wird nach einiger Zeit bedeutend intensiver, ging aber in den beobachteten Fällen selten über eine sehr lebhafte Circulation hinaus[2]).

Secundär entsteht sie auch nach einiger Zeit in den jungen Holzgefässen.

Um zu prüfen, ob nicht etwa durch das Zerschneiden des Stengels die Strömung sistirt wird, wurden die Stengelhälften, von welcher die untersuchten Schnitte stammten, feucht bezw. in Wasser oder Zuckerlösung aufbewahrt und ihnen zu verschiedenen Zeiten wieder Schnitte entnommen. Aber auch diese zeigten dann sofort die Strömung in den Cambiumzellen und Siebröhren sowie die inzwischen secundär entstandene Strömung.

Von Lupinus albus wurde das hypocotyle Glied einiger im Dunkeln gezüchteten Pflanzen untersucht. Primäre Strömung war nirgends vorhanden; die Strömung trat erst einige Zeit nach Fertigstellung der Präparate auf. Im Bast geschah das stellenweise ziemlich schnell, in der Epidermis dauerte es meist über eine Stunde. Die Epidermiszellen zeigten sich überhaupt sehr wenig geeignet für diese

1) Velten. Bot. Ztg. 1872. p. 647.

2) Velten beobachtete gewöhnlich Rotationsströmung.

Versuche, da das Plasma häufig coagulirte und die Zellen abstarben, ohne dass es bis zur Plasmaströmung gekommen wäre.

Sehr widerstandsfähig und wenig sensibel zeigten sich dagegen kräftige am Licht gewachsene Pflänzchen. Eins derselben, vom hypocotylen Glied an 8 cm hoch, wurde durch einen Nadelstich verletzt; als die Wundstelle nach 26 Stunden untersucht wurde, war in allen benachbarten Epidermiszellen die Ruhe schon wieder hergestellt.

Eine etwa 50 cm lange Pflanze von Vicia Faba zeigte in ganz wenigen Epidermiszellen schwache primäre Circulationsströmchen, wärend in den übrigen Zellen eine Bewegung nirgends zu beobachten war und erst nach einer Stunde etwa auftrat. Auch im Bast entsteht auf Längsschnitten secundäre Strömung.

Mehrfach wurde versucht im Cambium von Aristolochia Sipho Strömung nachzuweisen. In den jungen Sprossen war sie weder primär vorhanden noch entstand sie secundär[1]). Sie trat aber auf an einem zweijährigen verholzten Zweig, welcher etwa 24 Stunden in Wasser gestanden hatte. Die Schnitte, welche dem in Wasser gewesenen Stück entnommen wurden, zeigten die Strömung sofort; diese Strömung ist jedenfalls durch die Einwirkung des Wassers hervorgerufen worden, denn die am Tage vorher angefertigten Schnitte hatten keine Plasmabewegung gezeigt und auch erst nach längerer Zeit und Anwendung wasserentziehender Mittel Strömung erhalten.

Cucurbita Pepo zeigt ausser in den Haaren keine primäre Strömung. Dieselbe tritt aber in Schnitten recht schnell auf und ist ziemlich lebhaft, so dass die Chlorophyllkörner mitgeführt werden. Die Pflanze zeigt insofern ein eigenthümliches und interessantes Verhalten, als die durch Verletzungen auf sie ausgeübten Reize sehr schnell ihre Wirkung verlieren. Während die ihr entnommenen Schnitte sehr schnell zu strömen beginnen und unter Umständen sich die Strömungen auch lange erhalten (ein Schnitt in 5procentiger Zuckerlösung aufbewahrt strömte noch nach 16 Stunden), kommt die verletzte Stelle selbst an der Pflanze sehr bald wieder zur Ruhe. Mitunter erhält sie sich in vereinzelten Zellen bis 3 Stunden lang, gewöhnlich kommt sie aber schon viel schneller zum Stillstand

1) Die Zellen sterben, ohne Strömung zu erhalten.

und schon nach 15 Minuten ist der grösste Theil der Zellen wieder in Ruhe. In einem Falle war die Ruhe sogar schon nach 10 Minuten(!) eingetreten: es wurde vom Stengel ein Schnitt angefertigt und als an diesem die Strömung nach 10 Minuten lebhaft und allgemein geworden war, wurde von der Wundstelle des Stengels ein neuer Schnitt entnommen und sofort untersucht; es war keine Strömung mehr bemerkbar, sondern sie trat erst nach kurzer Zeit auf.

Dabei verliert das Protoplasma in hohem Grade an Reizbarkeit. Denn während Schnitte von unverletzten Stengeln oder doch ziemlich entfernt von verletzten Stellen die Strömung sehr bald zeigen, tritt sie an Schnitten, welche der Wundstelle entnommen werden, erst allmählich auf, und zwar um so später, je älter die Wunde ist. Es wurde an einer intakten Pflanze dem Stengel dadurch eine Verletzung zugefügt, dass ein Stück von etwa 10 mm Länge und der Dicke des halben Stengels entfernt wurde. Schnitte von diesem abgelösten Theil erhielten die Strömung sehr bald. Sofort wurde nun ein Schnitt von der Wunde der Pflanze untersucht und gefunden, dass die Strömung noch vorhanden war (sie entstand nicht erst secundär). Schnitte, welche eine Stunde später dem verletzten Stengel entnommen wurden, liessen keine Strömung erkennen, doch trat dieselbe nach mehreren Minuten auf; Schnitte aber, welche 4 Stunden[1]) darauf angefertigt und untersucht wurden, zeigten weder sofort Strömung noch erhielten sie dieselbe überhaupt. Dagegen zeigten Schnitte, welche der andern Seite des Stengels, also der der groben Verletzung genau gegenüberliegenden Stelle entnommen waren, die Strömung ziemlich bald, genau so, als ob der Stengel vorher überhaupt nicht verletzt worden wäre.

Uebrigens tritt Strömung in den Schnitten von der unverletzten Stengelseite nur dann auf, wenn der Stengel eine gewisse Dicke hat. Das Erlöschen der Reactionsfähigkeit des Protoplasmas pflanzt sich in ähnlicher Weise wie sonst die Strömung fort und erreicht bei dünnen Stengeln schliesslich auch die der Verletzung gegenüber liegenden Seiten, so dass dann in Schnitten von dieser Stelle keine Strömung mehr entsteht.

Aehnliches Verhalten beobachtet man auch an den Schnitten selbst. Ist der Schnitt, den man etwa eine Stunde nach der Ver-

1) In einem anderen Fall nach 20 Stunden.

letzung dieser Stelle entnimmt, sehr dünn, so tritt in ihm keine Strömung auf, während dicke Schnitte die Strömung nach einiger Zeit erhalten. An einem Schnitt, welcher auf der einen Seite bedeutend dicker als auf der anderen war, wurde zuerst in der dickeren Partie die Strömung bemerkbar; sie dehnte sich dann aber auch auf die übrigen Partieen des Schnittes aus.

Das eben geschilderte Verhalten findet in ganz analoger Weise auch dann statt, wenn die Schnitte von Stengeltheilen angefertigt werden, welche in der Länge von 1—2 cm der Pflanze entnommen und in zwei Hälften zerschnitten in Wasser bezw. Rohrzuckerlösung aufbewahrt werden; nur erlischt die Reizbarkeit, d. h. die Strömungsfähigkeit des Protoplasmas in diesen Fällen viel leichter als an der ganzen Pflanze, wo ein solches Verhalten doch nur sehr selten constatirt wurde. Aber sonst herrscht auch hier keine besondere Gleichmässigkeit im Bezug auf die Reizbarkeit des Plasmas: an einzelnen Wunden erhält sich die Strömungsfähigkeit bis 4 Stunden und wohl auch noch länger, in anderen Fällen tritt an den Schnitten, die nach 1—2 Stunden entnommen werden, keine Strömung mehr auf, selbst dann nicht, wenn man die Schnitte durch Zerreissen und Zerschneiden noch weiter reizt.

Werden solche Stengeltheile oder auch Schnitte sich selber längere Zeit überlassen, so erhöht sich gewöhnlich die Reactionsfähigkeit des Protoplasmas; die Zellen der Stengelhälften erlangen die Strömungsfähigkeit wieder und in den Schnitten tritt zuweilen — aber durchaus nicht regelmässig — die Strömung auf; in Schnitten geschah dies mehrmals nach 6—10 Stunden, die Zellen der Stengeltheile brauchten aber 1—2 Tage Zeit.

Die Wirkung ist natürlich eine ganz ähnliche, wenn die Pflanzen durch tiefe Querschnitte verletzt, oder wenn die oberen Sprosstheile abgeschnitten werden. Gewöhnlich bluten dann die Pflanzen recht stark; Schnitte aber, welche dicht von der Blutungsstelle 3, 6, 16, 23 Stunden nach der Verletzung entnommen wurden, zeigten fast gar keine Strömung. In ganz vereinzelten Zellen war sie wohl vorhanden — besonders in dem nach 3 Stunden angefertigten Schnitt — doch ging sie nicht auf andere Zellen über, und selbst nach 8—10 Stunden entstand keine allgemeine Strömung.

In den Cambium- und Phloëmzellen von **Sambucus nigra** tritt secundär die Strömung 10—20 Minuten nach Anfertigung des

Präparates auf. Werden dann, wenn das Protoplasma des Schnittes in lebhafter Bewegung ist, von dem verletzten Stengel (oder Stengeltheil) weitere Schnitte der Wundfläche entnommen, so zeigen diese nun auch das Plasma sofort in Strömung. In einzelnen, sehr wenigen Fällen, als auch mit der Herstellung der zweiten Schnittserie längere Zeit gewartet wurde, konnte ein ähnliches Verhalten constatirt werden, wie wir es soeben bei Cucurbita kennen gelernt haben: die Strömung war an der Wundfläche zum Stillstand gekommen und trat nun im Präparat erst nach einiger Zeit auf. Dass aber die Sistirung der Protoplasmaströmung nicht etwa durch das Schneiden und Abnehmen des Präparates bewirkt werden kann, wird einestheils dadurch bewiesen, dass der Regel nach die zweiten Schnitte die Strömung sofort zeigen, anderntheils auch dadurch, dass die Strömung nicht gehemmt wird, wenn der Schnitt, welcher Plasmaströmung zeigt, mit der Präparirnadel quer durchschnitten wird; es wird die Strömung dann sogar noch lebhafter. Als in einem Schnitt nach 18 Stunden die Plasmaströmung zur Ruhe gekommen war, wurde sie durch Zerschneiden des Schnittes von neuem hervorgerufen.

Von Helianthus annuus wurden sowohl grüne als etiolirte Pflänzchen untersucht. Primär war die Plasmaströmung nirgends vorhanden. Sie trat jedoch in den Epidermiszellen der grünen Pflänzchen auf sowohl in Schnitten als in abgerissenen Partieen, jedoch dauerte es stets längere Zeit, ehe sie wahrgenommen wurde. Auch im Phloëm und der cambialen Zone entstand durch Anfertigung der Schnitte nach einiger Zeit Strömung im Protoplasma des hypocotylen Gliedes.

In den Epidermiszellen der im Dunkeln gewachsenen Pflanzen ist das Protoplasma äusserst zarter Natur. Werden die Schnitte oder Hautstücke in Wasser aufbewahrt, so wird das Plasma sehr bald krumig; es stirbt ab, ohne dass es überhaupt zur Strömung gekommen wäre. Aber auch in 4—5 procentiger Zuckerlösung läuft das Plasma zusammen. Zwar halten sich einige Zellen besser, doch trat in einem Falle nach 7 Stunden, in einem anderen nach 20 Stunden keine Strömung auf, während die meisten Zellen todt oder im Absterben begriffen waren.

In Längsschnitten, welche durch das hypocotyle Glied gelegt wurden, trat die Strömung in den Phloëmzellen in vielen Fällen mit ausserordentlicher Schnelligkeit auf; die Plasmamolecüle scheinen

sich hier in einem sehr labilen Gleichgewicht zu befinden, welches durch den mechanischen Eingriff in ganz erheblicher Weise gestört wird, was sich dann durch das ausserordentlich schnelle Erscheinen der Protoplasmaströmung kund giebt.

2. Temperatur.

Aehnlich wie die verschiedenen Funktionen der Pflanze eine untere und eine obere Temperaturgrenze haben, so ist auch die Strömungsfähigkeit des Protoplasmas zwischen bestimmten Temperaturen eingeschlossen, welche jedoch die Temperaturen der Existenzfähigkeit der Pflanze nicht erreichen. Sachs[1]) zeigte nämlich, dass auch noch jenseits der Grenztemperaturen nach Eintritt der vorübergehenden Wärmestarre, die zuweilen sogar stundenlang andauern kann, das Protoplasma noch lebensfähig bleibt; dasselbe gilt auch von der vorübergehenden Kältestarre. Dabei ist die Widerstandsfähigkeit des Protoplasmas grösser, wenn bei Temperaturerhöhung die Objecte sich in Luft, als wenn sie sich in Wasser befinden.

Diese Temperaturgrenzen sind natürlich für verschiedene Objecte nicht die gleichen. So hört nach Nägeli[2]) die Strömung bei Nitella syncarpa erst auf, wenn die Temperatur des umgebenden Wassers auf 0° sinkt, bei den Haaren von Cucurbita[3]) jedoch schon, wenn die Temperatur der Luft 10—11° beträgt.

Die Wärme wirkt nun auf das strömende Protoplasma in der Weise, dass die Bewegung von der unteren Temperaturgrenze an mit Steigerung der Temperatur beschleunigt wird bis zu einem Optimum[4]). Wird die Temperatur dieses Optimums überschritten, so tritt entweder plötzlicher Stillstand ein[5]), oder die Bewegung verlangsamt sich wieder und steht dann schliesslich still[6]); es tritt die Wärmestarre ein, indem sich das Protoplasma contrahirt oder

1) Sachs. Flora. 1864. p. 39.
2) Nägeli. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 1860. II. p. 77.
3) Sachs l. c. p. 39.
4) Vergl. Sachs l. c. p. 37 und Velten. Flora. 1876. p. 211.
5) Nägeli l. c. p. 7.
6) Vergl. Sachs, Velten l. c.

auch vacuolig wird oder sich in mehrere Klumpen sondert[1]), wie sich auch ganz ähnliche Vorgänge bei der vorübergehenden Kältestarre bemerkbar machen, die aber in beiden Fällen wieder zurückgehen, wenn die Wärme- bezw. Kältestarre nicht zu lange anhält.

Bei der durch die Wärme beschleunigten Bewegung zeigt es sich, dass die Geschwindigkeit des Protoplasmas von der Kältestarre bis zum Optimum einen für jeden folgenden Temperaturgrad grösseren Werth darstellt, wie Velten nachwies[2]). Derselbe zeigte auch, dass entgegen den Angaben Hofmeisters[3]), de Vries[4]) und anderer plötzliche, sogar sehr erhebliche Temperaturschwankungen innerhalb der Grenzwerthe die vorhandene Plasmabewegung weder sistiren noch verlangsamen; der Effekt bei solchen plötzlichen Abkühlungen oder Erwärmungen ist aber der, dass sofort die dem betreffenden Temperaturgrad zukommende Geschwindigkeit vom Protoplasma angenommen wird[5]).

Ebenso wie die plötzlichen Temperaturschwankungen auf die Protoplasmaströmung der meisten Pflanzen einen störenden Einfluss nicht ausüben, so wird auch auf nicht strömendes Plasma eine auffällige Wirkung nicht hervorgebracht durch Temperaturerhöhung oder Erniedrigung, sofern sich diese Temperaturänderungen langsam vollziehen. So können Elodeasprosse, deren Plasma vor Anstellung des Versuches nicht rotirt, auch nicht dadurch zur Rotation gebracht werden, dass sie langsam von 15° auf 35° erwärmt werden. Die Rotation tritt gleichfalls nicht auf, wenn die Sprosse langsam bis 0° oder auch bis unter 0° abgekühlt werden. Es gehen in diesem Falle zwar stets die Chlorophyllkörner in die Apostrophe über und nur wenige einzelne oder zu Klumpen geballte Chromatophoren finden sich an den freien Zellwänden, doch ist mit dieser Lagenveränderung eine in die Augen fallende Bewegung nicht verbunden.

Ist jedoch, bevor die Temperaturerhöhung beginnt, schon Plasmaströmung — und wenn auch nur in einigen Zellen — vorhanden gewesen, so wird die Strömung lebhafter und allgemeiner.

---

1) Sachs l. c. p. 66; Hofmeister l. c. p. 54.
2) Velten l. c. p. 210.
3) Hofmeister l. c. p. 53.
4) De Vries. Extrait des Archives Néerlandaises. 1870. p. 8.
5) Velten l. c. p. 214.

So ging bei Sagittaria sagittaefolia die Strömung der Intercellularwandzellen, die sich fast nur als Circulation gezeigt hatte, nach Erwärmen auf dem heizbaren Objecttisch in den meisten Zellen in Rotation über, und wo das nicht der Fall war, gab sich die Wirkung der Temperaturerhöhung wenigstens in einer bedeutenden Beschleunigung der Circulationsströmung zu erkennen.

In einem abgeschnittenen Blatt von Elodea canadensis war die Strömung beinahe zum Stillstand gekommen. Nach Erwärmung wurde die Strömung allgemeiner und lebhafter; sie erreichte das Maximum der Schnelligkeit bei 37—38° und kam zwischen 41,5° und 42° zum Stillstand[1]). — Am nächsten Tage wurde dasselbe Blatt noch einmal erhöhten Temperaturen ausgesetzt. Die Plasmaströmung war bei 34° sehr lebhaft und fast in allen Zellen vorhanden, aber die Chlorophyllkörner strömten nirgends mit. Diesmal zeigte das Plasma sogar bei 52°(!) noch deutliche, allerdings sehr langsame Strömung. Auch in mehreren anderen Versuchen wurde dann beobachtet, dass das Plasma sich noch in ziemlich lebhafter Bewegung befand (in einem Fall bei 43°), während die Chlorophyllkörner nicht mehr mitströmten.

Durch Erhöhung der Temperatur von 18° auf 37° gelang es auch, das Plasma der Staubfädenhaare aus einer Blüthe von Tradescantia discolor, welches in Folge unbekannter Umstände nur ganz unmerkbar strömte, zu lebhafterem Strömen zu veranlassen. Auch als in einigen Schnitten aus dem Stengel der Cucurbita Pepo die Strömung im Begriff war zum Stillstand zu kommen, wurde sie durch Erwärmen bis 35° lebhafter und allgemeiner, und es steigerte sich die Schnelligkeit bei weiterer Temperaturerhöhung um 4° noch mehr.

Es wird also durch allmähliche Temperaturerhöhung zwar vorhandene Strömung beschleunigt, aber nicht vorhandene nicht hervorgerufen[2]). Anders jedoch verhält sich das ruhende Protoplasma gegenüber plötzlichen Temperaturerhöhungen. Solche Erhöhungen

---

1) Temperaturgrade nach Celsius. Diese Zahlen stimmen zwar genau mit den von Velten (l. c. p. 199) angegebenen überein, doch ist die Uebereinstimmung wohl nur zufällig; die Zahlen wollen keinen Anspruch auf Genauigkeit machen, da sie mit Hilfe des Schultze'schen Objecttisches gewonnen wurden.

2) Vergl. Velten l. c. p. 216; Frank l. c. p. 266.

oder Erniedrigungen um 10—20° sind im Stande, sofern Plasmaströmung überhaupt erzielt werden kann, dieselbe hervorzurufen.

Werden Elodeasprosse plötzlichen Temperaturschwankungen unterworfen, so tritt die Rotation, welche vorher nicht vorhanden war, in den Blattzellen um so schneller auf, je grösser die Temperaturdifferenz gewesen ist.

Auch bei Vallisneria spiralis und Trianea bogotensis kann auf diese Weise leicht die Rotationsströmung des Protoplasmas hervorgerufen werden[1]).

3. Licht.

Dass das Licht eine Reizwirkung auf das Protoplasma auszuüben im Stande ist, darauf deutet nicht nur das Verhalten der heliotropischen Organe, sondern in noch höherem Maasse die Lichtempfindlichkeit der Schwärmsporen und der Myxomycetenplasmodien, welche letzteren bei einseitiger Beleuchtung in das Substrat hineinkriechen. Einen deutlichen Ausdruck erhält auch die Lichtempfindlichkeit des Protoplasmas in der Bewegung der Chlorophyllkörner[2]).

Trotz der hierdurch erwiesenen Lichtempfindlichkeit des Protoplasmas macht sich dieselbe bei der Strömung nicht bemerkbar, denn die Strömungsgeschwindigkeit ist, abgesehen von der mit der Einwirkung des Lichtes häufig verbundenen Erwärmung von der Lichteinwirkung nicht beeinflusst. Auch wird die Protoplasmaströmung durch längere Verdunkelung nicht sistirt; sie erlischt erst, wenn in Folge der Lichtentziehung die Pflanze überhaupt zu Grunde geht[3]).

Andererseits ruft weder Verdunkelung noch Beleuchtung die Plasmaströmung hervor. Denn wenn Sprosse von Elodea canadensis oder Pflanzen von Vallisneria spiralis längere Zeit verdunkelt werden, so zeigen sie wohl bei der nachherigen Untersuchung die Chlorophyllkörner in der Apostrophe, aber Rotation ist

---

1) Vergl. auch Velten l. c. p. 215.

2) Vergl. Sachs. Lehrbuch. 1868. p. 568; Frank l. c.; Stahl. Bot. Ztg. 1880.

3) Hofmeister l. c. p. 49.

nirgends eingetreten. Werden die Pflanzen darauf wieder der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt, so kehren die Chlorophyllkörner wieder in die Epistrophe zurück, ohne dass es auch hier zu einer Rotation käme.

Ebensowenig wie nun der Lichtwechsel die Plasmaströmung hervorzurufen vermag, ebensowenig ist die Verdunkelung im Stande, das Auftreten der Strömung zu verhindern, wenn andere Ursachen ein solches bedingen; es ist also zum Hervorrufen der Strömung die Einwirkung intensiven Lichtes durchaus kein Erforderniss, wie das Wigand annahm[1]). So beobachtete Hofmeister[2]), dass Tradescantiahaare, welche im Dunkeln sich entwickelt hatten, strömendes Plasma enthielten, und Sachs[3]), dass Cucurbitahaare, welche an etiolirten Organen entstanden waren, gleichfalls die Strömung zeigten. Auch trat die Strömung auf an Präparaten von Lupinus albus und Tradescantia, obwohl dieselben dunkel gehalten wurden.

Nach den Untersuchungen von Borscow[4]), die von Luerssen[5]) bestätigt wurden, wirken nicht alle Strahlen des weissen Lichtes in gleicher Weise, und es sind besonders die rothen, welche einen geradezu schädlichen Einfluss auf das strömende Protoplasma ausüben. Das rothe Licht bewirkt zunächst eine Verlangsamung der Bewegung; schliesslich hört die Bewegung überhaupt ganz auf und zuletzt wird das Plasma schaumig und stirbt ganz. Doch wies Pfeffer[6]) mit Bezug auf diese Beobachtungen darauf hin, dass die Desorganisation des Plasmas durch die grössere Wärmewirkung der schwächer brechbaren Strahlen hervorgerufen sein könnte. Jedenfalls wirken die concentrirten Sonnenstrahlen unbedingt tödtlich[7]) und rufen schon nach kurzer Einwirkung eine Verlangsamung und Sistirung der Protoplasmaströmung hervor.

---

1) Wigand l. c. p. 215.

2) Hofmeister l. c. p. 49.

3) Sachs. Bot. Ztg. 1863.

4) Borscow. Bullet. de l'Acad. de St. Petersbourg. 1868. XII.

5) Luerssen. Einfluss des rothen und blauen Lichtes auf die Strömung des Protoptasmas. 1868.

6) Pfeffer. Pflanzenphysiologie. 1881. II. p. 387.

7) Pringsheim. Jahrb. für wiss. Bot. 1879. p. 334.

4. Schwerkraft.

An dem Verhalten der geotropischen Organe erkennen wir, dass auch die Schwerkraft auf das Protoplasma einen Reiz ausübt. Allerdings lässt sich diese Reizwirkung mikroskopisch nicht wahrnehmen und giebt sich insbesondere nicht als Plasmaströmung zu erkennen. Dass aber der Einwirkung der Schwere Folge geleistet wird, kann unmittelbar an den Einschlüssen des Protoplasmas beobachtet werden. So fand Dehnecke[1]), dass sich beim Umwenden von Stengelstücken Chlorophyllkörner, Stärkekörner, Raphidenbündel dem Zuge der Schwere folgend an den Längswänden herunter und an die der Erde parallele Querwand begaben. Die Schnelligkeit, mit der diese Umlagerungen stattfanden, differirte zwischen ein bis zwei Minuten und einigen Stunden. Die Verschiebbarkeit der Theile des Protoplasmas fand er am grössten in den Knotenanschwellungen jüngerer Sprosstheile; sie ist geringer in jüngeren als in älteren Objecten. Sinken die Einschlüsse des Protoplasmas zu Boden, so häuft sich dort auch mehr Plasma an und durch Drehung um eine zum Stengel senkrechte, horizontale Achse wird vom Plasma und seinen Einschlüssen schliesslich Rotation ausgeführt.

Auch bei der Rotation giebt sich der Einfluss der Schwere insofern zu erkennen, als sich die schweren Körnchen im Plasma mehr senken als die leichteren und bei der Verfolgung der Strombahn bald dem Zellsaft, bald der Zellmembran genähert sind[2]).

Einzelne der hier erwähnten Umlagerungen werden auch durch die Centrifugalkraft hervorgerufen. Dieselbe soll auch eine Ursache dafür sein, dass das Protoplasma sich gewöhnlich an der Wand bewegt; allerdings ist sie nach Velten[3]) nicht die einzige Ursache des Wandströmens. Mir scheint jedoch, dass hierfür die Ursache der Turgor ist; dieser drängt das Plasma an die Wand, von der es wieder zurückkehrt, wenn der Turgor durch Plasmolyse z. B. vermindert wird. Dass auch die Centrifugalkraft eine — aber wohl mehr untergeordnete — Rolle spielen kann, geht aus einer Beobachtung Veltens hervor, wonach von einem um seine Achse

1) Dehnecke. Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. 1880.

2) Vergl. Nägeli l. c. p. 67 ff.

3) Velten. Flora. 1873. p. 87.

rotirenden Plasmaklumpen Plasmatheilchen und Chlorophyllkörner tangential fortgeschleudert wurden bis zur Wand. Dort wurden sie natürlich in den Strom hineingezogen.

5. Aenderung des Wassergehaltes.

Wie das Protoplasma nicht nur zu seiner Thätigkeit, sondern zur Lebensfähigkeit überhaupt eines bestimmten Wassergehaltes bedarf, so ist auch die Strömung des Protoplasmas an das Vorhandensein einer gewissen Wassermenge gebunden. Die Strömung kann überhaupt nicht auftreten, bevor nicht eine Vacuole von hinreichender Grösse in der Zelle aufgetreten ist und bevor nicht das Protoplasma durch Wasseraufnahme eine leichtere Verschiebbarkeit seiner Theile gestattet.

So sehen wir besonders schön an den Wurzelhaaren von Trianea nnd Hydrocharis, dass in den jüngsten Zellen eine Strömung überhaupt noch nicht vorhanden ist, und dass sie in den Zellen, welche die Strömung soeben zeigen, bedeutend langsamer als in den älteren Zellen vor sich geht.

Es nimmt also die Schnelligkeit der Bewegung mit der Wasseraufnahme zu, wenigstens in diesem Falle. Im allgemeinen liegt die Sache so, dass mit einem gewissen, für die verschiedenen Objecte veränderten Wassergehalt die Strömung ein Optimum erreicht[1]). Es kann daher Wasservermehrung bezw. Verminderung einerseits die Strömung begünstigen, ja, sogar hervorrufen, andererseits kann das Wasser hemmend auf die Bewegung einwirken und eine Entstehung derselben unmöglich machen. Weiter oben war deswegen auch schon erwähnt, dass es häufig nöthig ist, Zuckerlösung oder Salpeter (Velten wandte Gummilösung an) als Flüssigkeit für die Objecte zu verwenden, da Wasser einen zerstörenden Einfluss ausübte.

Bewirkt man bei Elodea dadurch eine Verminderung des Wassergehaltes, dass man die Sprosse bis fast zum Welkwerden einer erhöhten Transpiration aussetzt, so tritt in den Zellen Rotationsströmung auf. — Schützt man nicht an allen Stellen die

1) Pfeffer l. c. p. 389.

Blätter von Vallisneria spiralis vor Verdunstung, sondern lässt man auch nur eine 5—10 mm breite Stelle unbenetzt, so tritt in Folge der starken Wasserverdunstung die Strömung auf; zunächst an jener Stelle, doch pflanzt sie sich schnell weiter fort. — Auch dadurch, dass diese Pflanzen längere Zeit dem Einfluss wasserentziehender Lösungen (ein- bis zweiprocentige Kali-Salpeterlösung für ein bis mehrere Tage) ausgesetzt werden, tritt die Strömung auf.

Diese Strömung wird noch allgemeiner und lebhafter, wenn hierauf der Wassergehalt der Zellen dadurch geändert wird, dass man die Lösung durch Wasser ersetzt, wodurch die Zellen in den Stand gesetzt werden, die ihnen von der Lösung entzogene Wassermenge wieder aufzunehmen.

Dass in Wasser liegende Schnitte Strömung erhalten, wurde schon oben erwähnt. Es ist nun nicht nur die Wirkung der Verletzung allein, sondern auch die vermehrte Wasseraufnahme — wenigstens in manchen Fällen — welche die Bewegung hervorruft. Denn lässt man abgeschnittene Sprosse — es wurde zu dem Zweck Tradescantia virginica untersucht — einige Tage in Wasser stehen, so zeigen die Zellen sofort bei Anfertigung des Präparates Strömung[1]).

Dass ein gewisser Wassergehalt zur Erzielung der Strömung erforderlich ist, zeigten mehrfach Schnitte von Brassica Napus und Sinapis alba, bei denen die Strömung in verdünnter Zucker- oder Salpeterlösung gewöhnlich gut zu Stande kam, während sie an den in Wasser befindlichen Schnitten meist unterblieb. — Auch von Aristolochia Sipho wurden gleichzeitig verschiedene Schnitte untersucht, die theils in Wasser, theils in einprocentiger Salpeterlösung, theils in fünfprocentigem Rohrzuckerwasser aufbewahrt wurden. Die Schnitte zeigten selbst nach einer halben Stunde noch keine Strömung. Sie wurden nun aufbewahrt und gelegentlich untersucht. Nach etwa 30 Stunden zeigten die Schnitte in Salpeter und Zucker Strömung, in Wasser aber nicht. Dort trat sie auch später nicht auf; die Zellen starben ab, ohne Strömung zu bekommen. Der in Salpeterlösung liegende Schnitt zeigte scheinbar lebhaftere Strömung als der in der Zuckerlösung befindliche.

---

1) Vergl. auch oben p. 203 die Beobachtungen an Aristolochia Sipho; Dehnecke. Flora. 1881. p. 28.

Wird die Concentration dieser wasserentziehenden Lösungen gesteigert, so tritt plasmolytische Wirkung ein, indem sich der Protoplasmakörper contrahirt und von der Wand zurückzieht. Die Strömung des Plasmas dauert, falls den Zellen das Wasser nicht zu schnell entzogen wird, trotzdem weiter fort, ist aber beträchtlich verlangsamt. Nach Hofmeister[1]) zerfällt der Inhalt bei langsamer Erhöhung der Concentration des wasserentziehenden Mittels ohne Sistirung des Strömens, in mehrere Theile, welche gesondert weiterströmen. (Es befindet sich dann also auch der Theil in Strömung, welcher keinen Zellkern enthält)[2]). Wird eine plasmolytische Lösung von solcher Concentration zur Anwendung gebracht, dass der Inhalt sich rasch zusammenzieht, so stockt die Bewegung des Plasmas während der Contraction, um nachher in sämmtlichen Theilen wieder zu beginnen. Es ist also in dem kernlosen Theil des Plasmas die Anwesenheit des Kerns zur Hervorrufung der Strömung nicht nothwendig; auch in diesem Theil beginnt wieder die Strömung nach einiger Zeit.

6. Aenderung des Mediums.

Der Wechsel, welchem die Pflanzen durch die Aenderung des Mediums, in dem sie leben, unterworfen werden können, wird sich im Grossen und Ganzen auf eine damit verbundene Aenderung des Wassergehaltes beziehen. Es schliessen sich daher die durch Aenderung des Mediums hervorgerufenen Erscheinungen eng an die soeben beschriebenen an und sind vielfach nicht von ihnen zu trennen.

Bringt man Sprosse von Elodea canadensis zwischen feuchtes Fliesspapier, oder cultivirt man sie in einem Raum, der vollständig mit Wasserdampf gesättigt ist, so findet man bei der Untersuchung nach einigen Tagen, dass diese Mediumsänderung eine Wirkung auf das Protoplasma und die Chlorophyllkörner nicht ausgeübt hat[3]). Wenn jedoch nun diese Sprosse plötzlich in Wasser gebracht werden, so entsteht nach einigen Minuten eine lebhafte Rotationsströmung.

1) Hofmeister l. c. p. 52.

2) Vergl. auch Pfeffer. Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. 1890. p. 165. Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. 1890. p. 279.

3) Frank l. c. p. 269.

Im ersteren Falle hat offenbar eine geringe Verminderung des Wassergehaltes der Zellen stattgefunden; dieselbe ist aber so unerheblich gewesen und ist so allmählich vor sich gegangen, dass eine bedeutende Gleichgewichtsstörung der Plasmamolecüle nicht eingetreten ist. Die zweifellos vermehrte Wasseraufnahme im zweiten Falle geht jedoch so plötzlich vor sich, dass jetzt das Gleichgewicht erschüttert wird und es nun zur wahrnehmbaren Strömung kommt.

Bei Brassica Napus, Sinapis alba, Euphorbia peplus wurde das Medium in der Weise geändert, dass die zwischen feuchtem Fliesspapier erwachsenen Keimpflanzen in einer halbprocentigen Salpeterlösung während 24 Stunden aufbewahrt wurden; dann wurden sie etwa einen Tag in Wasser gehalten und nun auf Längsschnitten untersucht: die Protoplasmaströmung war sofort vorhanden.

7. Mechanische Wirkungen.

Verletzungen, Druck, Stoss und andere mechanische Eingriffe, denen in ihren Wirkungen die elektrischen Ströme gleichen, können im Plasma weitgehende Veränderungen hervorrufen. Die Verletzungen sind als bedeutungsvollster Factor bei der Hervorrufung von Plasmaströmen schon im Anfang dieses Abschnittes behandelt worden, wenigstens insofern sie in Betracht kommen bei der Abtrennung von Zellen, wie das ja vor allem bei der Herstellung von Schnitten der Fall ist.

Die Veränderungen, welche solche mechanischen Eingriffe hervorrufen können, sind ganz ähnlich denen, welche entstehen, wenn man das Protoplasma bis zur Wärmestarre erhitzt; das Plasma zieht sich zusammen, löst sich von der Wand los und ballt sich schliesslich zu Klumpen zusammen. Es bleibt dabei aber durchaus lebensfähig, sofern nicht der Eingriff ein zu starker oder zu lange anhaltender war.

Auf die Protoplasmaströmung äussern sich solche mechanischen Einwirkungen in der Weise, dass die Strömung zunächst für einige Zeit zum Stillstand kommt[1]), wobei das Plasma auch einzelne jener Veränderungen erleidet.

1) Hofmeister l. c. p. 50; Borscow l. c.

Jedoch ist dies keineswegs immer der Fall. Bekannt ist, dass in geknickten Charen oder Wurzelhaaren von Hydrocharis das Plasma sich häufig in einige Partieen theilt und darauf weiterströmt, ohne dass die Strömung zum Stillstand käme; auch in Haaren der Trianeawurzel ist das bisweilen zu beobachten. Ferner zeigte Pfeffer[1]), dass die Erschütterungen, welche durch Aufschlagen des Objectträgers erzielt werden, die Strömung in den Staubfadenhaaren von Hyoscyamus und Datura nicht zum Stillstand zu bringen vermögen[2]). Auch fand ich, dass ein ziemlich starker Druck, wodurch das Plasma deutlich in die Breite gequetscht worden war, bei den Blatthaaren von Cucurbita keinen Stillstand in der Plasmaströmung bewirkte. Ganz beträchtliche Veränderungen wurden auch in den Haarzellen von Momordica dadurch hervorgebracht, dass diese Zellen den Schlägen eines elektrischen Inductionsapparates ausgesetzt wurden. Es wurde durch diese Erschütterungen nicht allein in der ganzen Anordnung des Plasmas in der Zelle eine wesentliche Aenderung bewirkt, auch das Plasma selbst bekam ein verändertes Aussehen. Jedoch trotz dieser beginnenden, aber deutlichen Deformation des Protoplasmas dauerte seine Strömung noch immer weiter fort.

Wir sehen also, dass solche Eingriffe nicht immer sistirend auf die Strömung wirken. Ja, diese mechanischen Einwirkungen können sogar unter Umständen einen reizauslösenden Effect haben und die Strömung hervorrufen. Zwei Blätter von Elodea canadensis waren einige Zeit nach dem Abschneiden wieder vollständig zur Ruhe gekommen, d. h. es war nirgends Rotation oder überhaupt Chlorophyllkörnerbewegung vorhanden, nur eine ganz schwache Plasmaströmung war in den Circulationssträngen vorhanden. Durch den Druck des Deckglases wurde jedoch in einzelnen Zellen Rotationsströmung, an der natürlich auch die Chlorophyllkörner theilnahmen, hervorgebracht; die Rotation verallgemeinerte sich bis zum anderen Tage ganz bedeutend, so dass fast alle Zellen rotirendes Plasma zeigten.

In einem anderen, schon oben erwähnten Falle wurde durch heftiges Bestreichen mit einem Pinsel mehrmals in einem Blatt von

---

1) Pfeffer. Physiologie. II. p. 390.

2) Borscow l. c. p. 213.

Vallisneria spiralis, die stets wieder zur Ruhe kommende Strömung zum Auftreten veranlasst.

Dass elektrische Schläge (vermittelst eines Inductionsapparates) bisweilen kein Hinderniss für die Strömung sind, wurde eben schon erwähnt. Es wurde aber auch beobachtet, dass die sistirte Bewegung trotz der Andauer eines elektrischen Stromes wieder erschien und ihre frühere Geschwindigkeit erreichte[1]). Stärkere Ströme erzielen natürlich einen grösseren Effect, und es beginnen die Veränderungen Platz zu greifen, welche mit den durch die Wärme oder anderen mechanischen Eingriffen erzielten übereinstimmen. Bei weiterer Verstärkung des Stromes tritt dann zunächst der Starrezustand und endlich der Tod ein. Irgend eine Beziehung eines constanten Stromes zu der Richtung der Plasmaströmung existirt nicht; es ist daher auch nicht möglich, mit Hilfe des elektrischen Stromes die Rotationsströmung umzukehren. Dies gelang Velten erst an getödteten Zellen, deren Inhalt er vermittelst der Elektricität in Rotation versetzt hatte[2]).

An dieser Stelle, ehe wir zu den chemischen Einwirkungen übergehen, mögen auch die Strömungs- und Bewegungserscheinungen in den Zellen der Tentakeln von Drosera Erwähnung finden. Diese Tentakeln bestehen aus einem langen Stiel, welcher eine runde bis ovale Drüse trägt. Die Zellen des Stieles sind langgestreckt, nehmen aber nach der Drüse zu an Länge und auch an Grösse ab. Bekanntlich bewirken geeignete Reizmittel ein Umbiegen der Tentakeln nach dem Reizmittel hin. Mit diesen äusserlich sichtbaren Erscheinungen gehen dann im Innern der Zellen die Veränderungen Hand in Hand, die Darwin[3]) als Aggregation bezeichnet hat.

Diese Aggregationserscheinung ist von de Vries[4]) genauer studirt und dahin aufgeklärt worden, dass die durch mechanische oder chemische Reize hervorgerufene Bewegung im Innern der Zellen sich in der Weise äussert, dass zunächst die Circulation des Protoplasmas beschleunigt und energischer wird; darauf theilt sich die Vacuole in mehr oder weniger zahlreiche kleinere, welche dann bedeutend an Volumen abnehmen, wobei ein Theil ihrer Flüssigkeit

1) Becquerel. Comptes rendus. 1837. p. 387.
2) Velten. Flora. 1873. p. 122.
3) Charles Darwin. Insectivorous Plants. 1875.
4) De Vries. Bot. Ztg. 1886. p. 61.

aus- und zwischen das circulirende Plasma tritt; schliesslich kehren, wenn die Wirkung des Reizes aufgehört hat, die Zellen wieder in ihren früheren Zustand zurück, wobei die Vacuolen sich langsam vergrössernd wieder zusammenfliessen.

Da es nicht ganz leicht ist, die Tentakeln in ganz intactem Zustande zu beobachten, so ist es auch nicht so einfach die Frage zu entscheiden, ob die Strömung in den Tentakelzellen primär vorhanden ist oder erst infolge der Präparation entsteht. Im Allgemeinen nahm man an, dass die Zellen auch im ungereizten Zustande Circulationsströmung zeigten; doch würde diese durch den mechanischen Eingriff bedeutend beschleunigt. Jedenfalls zeigen die Zellen selbst der mit dem Blattrand abgeschnittenen Tentakeln stets sehr schnelle Strömung, die auch — falls sie nicht primär vorhanden sein sollte — sehr schnell erscheint. Bringt man ein ganzes Blatt zur Untersuchung, indem man nur über die äusserste Kante des Blattes ein Deckglas schiebt, so scheint allerdings vorerst keine Strömung vorhanden zu sein, doch konnte ich eine definitive Entscheidung hierüber nicht fällen, da eine Untersuchung mit stärkeren Objectiven wegen des damit gewöhnlich verbundenen Druckes des Deckglases nicht erfolgreich vorgenommen werden konnte.

8. Chemische Einwirkungen.

Da mit dem Mangel an Sauerstoff die Lebensthätigkeit der sauerstoffathmenden Pflanzen erlischt, so kommt bei diesen natürlich auch durch Sauerstoffabschluss die Protoplasmaströmung zum Stillstand[1]). Die Bewegungen stellen sich jedoch wieder her, wenn Sauerstoff aufs Neue hinzutreten kann. Frank[2]) bewahrte einige Tage normale Sprosse von Elodea canadensis unter einer Oelschicht auf und fand dann bei der Untersuchung, dass die Chlorophyllkörner zwar in die Apostrophe eingetreten waren, Strömung aber nicht stattfand; sie begann jedoch bald nach dem Zutritt des Sauerstoffs von neuem[3]).

1) Vergl. Hofmeister l. c. p. 49.

2) Frank l. c. p. 270.

3) Vergl. J. Keller l. c. p. 22. Nach Einleitung von Wasserstoff (mehrere Stunden lang und unter Lichtabschluss) wurden die Sprosse noch 24 Stunden dunkel gehalten. Bei der Untersuchung nach erneutem Luft- und Lichtzutritt war Strömung eingetreten. — Die Strömung ist jedoch in diesem Falle wahrscheinlich durch den Luftzutritt und nicht durch Entziehung des Sauerstoffs hervorgerufen worden.

Auch die Plasmaströmung in den Wurzelhaaren von Trianea wurde allmählich zum Stillstand gebracht, als durch eine feuchte Kammer, in welcher sich die Haare befanden, längere Zeit ein Wasserstoffstrom geleitet wurde.

Von den chemischen Agentien üben diejenigen, welche dem Leben der Pflanze schädlich sind, auch auf die Plasmaströmung in den meisten Fällen einen schädlichen und hemmenden Einfluss aus. Von recht schädigender Wirkung ist — schon bei starker Verdünnung — das Ammoniak, welches zunächst die Plasmaströmung sistirt, Zusammenballungen und Contractionen hervorruft und schliesslich den Tod herbeiführt unter ähnlichen Erscheinungen wie infolge zu starker Wärme oder elektrischer Wirkungen.

Chloroform zeigt insofern ein eigenthümliches Verhalten, als es, wie bekannt, nicht nur die Strömung zum Stillstand bringt, sondern sie auch hervorzurufen im Stande ist. Giebt man nämlich Sprosse von Elodea canadensis in verdünnte Lösung von Chloroform, so tritt nach einigen Stunden in einzelnen Zellen Strömung auf. Dieselbe wird aber ganz allgemein, wenn die Sprosse nun aus dem Chloroformwasser in das Wasser, in dem sie cultivirt wurden, gebracht werden. Wir sehen also auch hier, dass die Aenderung des Mediums dann von besonderem Einfluss ist, wenn sie in der Weise sich vollzieht, dass irgend ein anderes Medium mit Wasser vertauscht wird. — Es kommt hier die giftige Wirkung des Chloroforms in nicht sehr intensiver Weise zur Geltung; diese machte sich auch in der angewandten Verdünnung (10—15 % eines gesättigten Chloroformwassers) auf strömendes Plasma nur sehr langsam geltend, da dasselbe erst nach längerer Zeit zum Stillstand kam.

Die bekannte von Darwin[1]) zuerst beobachtete Wirkung des Ammoncarbonats ist der Plasmaströmung nicht schädlich. Es entsteht im Zellsaft ein Niederschlag, welcher ganz oder doch wesentlich aus Gerbsäure besteht[2]). Der Niederschlag löst sich wieder nach Wegspülen des Reagens — oder schneller nach Zusatz von verdünnter Citronensäure — und geht erst mit dem Tode der Zelle in eine unlösliche Modification über[3]).

1) Darwin. Linnean Soc. 1882. p. 249 ff.

2) Pfeffer. Flora. 1889. p. 52.

3) Pfeffer, Aufnahme von Anilinfarben. p. 239 ff.

Durch verdünnte Methylenblaulösung wird im Zellsaft, der anfangs gleichmässig blau gefärbt erscheint, gleichfalls ein Niederschlag hervorgerufen [1]). Auch dieses Verhalten des Methylenblaus ist der Plasmaströmung nicht hinderlich. Schon oben wurde mitgetheilt, dass bei Elodea canadensis die Plasmaströmung nach Behandlung mit Methylenblau (8 auf 1000000) nicht stillsteht. Sie wird dadurch weder gehemmt noch aber auch dadurch beschleunigt; zwischen der Schnelligkeit der Strömung in einem mit Methylenblau behandelten und in einem in reinem Wasser befindlichen Präparate ist kein Unterschied wahrnehmbar. Dagegen wurde mehrere Male beobachtet, dass durch Einlagerung der Sprosse in eine verdünnte Methylenblaulösung die Strömung hervorgerufen wurde.

Hofmeister [2]) beobachtete für einige Substanzen, dass ihre verdünnten Lösungen die Strömung zunächst zum Stillstand bringen. Dann tritt sie trotz fortdauernder Einwirkung der Lösung wieder auf, wird nach längerer oder kürzerer Zeit verlangsamt und endet mit dem Tode der Zelle. Demgegenüber zeigte sich in Antipyrinlösungen ein Mittel die Strömung zum Stillstand zu bringen, ohne einen — merkbar — schädlichen Einfluss auf die Zelle auszuüben.

Blätter von Elodea canadensis, deren Plasma sich in lebhafter Strömung befand, wurden mit 1—1,5procentigen Antipyrinlösungen behandelt, worauf die Rotation zum Stillstand kam, ohne nach einiger Zeit wieder zu beginnen; sie trat jedoch wieder auf, als das Antipyrin durch Wasser ausgewaschen wurde.

IV. Allgemeine Erörterungen.

Wir haben in Vorstehendem gesehen, dass beim Zustandekommen der Protoplasmaströmung die verschiedensten Factoren mitwirken. Einzelne derselben sind für das Bestehen der Strömung absolut unerlässlich, während anderen wohl nur eine untergeordnete und mittelbare Bedeutung zukommt, und es muss ein Zusammenwirken verschiedener Factoren statthaben, damit eine Strömung entstehen oder eine bestehende erhalten bleiben kann. Zwar machen sich in

1) Pfeffer l. c. p. 186 ff.

2) Hofmeister l. c. p. 53.

Bezug auf die Plasmaströmung nicht nur individuelle Verschiedenheiten geltend, die sich nicht bloss auf die Objecte, sondern auch auf die einzelnen Zellen derselben erstrecken, es sind sogar die specifischen Verschiedenheiten noch grössere. Trotzdem ist für jede Plasmaströmung unbedingt nöthig: Zutritt einer genügenden Menge Sauerstoff[1]), das Vorhandensein einer bestimmten Temperatur und eine gewisse Wassermenge.

Jenseits der betreffenden Temperaturgrenzen steht die Bewegung des Plasmas still und das Plasma stirbt ab. Von der unteren Temperaturgrenze an nimmt mit der Temperatur auch die Beschleunigung der Bewegung zu, da jedenfalls die in der Zelle stattfindenden chemischen Umwandlungen bei gesteigerter Temperatur mit grösserer Energie vollzogen werden. Die infolgedessen hervorgerufene Beschleunigung hat natürlich ihre Grenze und erreicht bei einer bestimmten Temperatur ihr Optimum. Dieses liegt meist ganz in der Nähe der oberen Temperaturgrenze, bei welcher die Strömung überhaupt aufhört, indem das Plasma in die Wärmestarre übergeht. Jenseits der Wärmestarre tritt der Tod ein, das Plasma geht, wenn die obere Temperaturgrenze zu lange inne gehalten oder gar noch überschritten wird, in einen anderen Aggregatzustand über, es coagulirt.

Soweit die mikroskopische Beobachtung ein Urtheil darüber gestattet, scheint auch mit zunehmendem Wassergehalt der Zelle die Strömung schneller zu werden und in einem bestimmten Alter derselben ihr Maximum der Schnelligkeit zu erreichen; weiteres Wachsthum der Zelle und vermehrte Zunahme des Wassergehaltes verringerte die Schnelligkeit wieder. Diese Beobachtung kann leicht an den Wurzelhaaren von Trianea und auch Hydrocharis wiederholt werden, da man hier Haare in allen Altersstadien vorfindet und die Vacuole von den jüngeren zu den älteren Haaren fortschreitend an Wassergehalt zunimmt. Jedenfalls kann die Protoplasmaströmung nicht eher beginnen — oder sie beginnt doch keinesfalls eher — als bis die Vacuole eine gewisse Grösse erreicht hat. Wenigstens trifft das bei den mit einer Zellhaut umkleideten Protoplasten zu, während es ja bei den Plasmodien zu Strömungen

1) Die nur bei Ausschluss des Sauerstoffes wachsenden Anaërobien bilden hier natürlich eine Ausnahme. Vermuthlich finden bei ihnen trotz des Sauerstoffmangels Bewegungen im Protoplasma statt.



kommen kann, ohne dass grosse Vacuolen vorhanden sind. Falls sich die Wasseraufnahme auf das Protoplasma erstrecken würde, so unterläge es ja keinem Zweifel, dass die Cohäsion desselben verringert und der leichteren Verschiebbarkeit seiner kleinsten Theilchen dadurch natürlich Vorschub geleistet würde. Aber aus dem Wachsthum der Zellen und der Zunahme der Vacuolen kann noch keineswegs auch auf einen vermehrten Wassergehalt des Plasmas geschlossen werden, und aus der kleineren und grösseren Wassermenge der Zelle kann nicht gefolgert werden, dass das Plasma erst ärmer war und nun reicher ist an Wasser. Es könnte sehr wohl der Wassergehalt des Protoplasmas ganz der gleiche sein bei der kleinen, wie später bei der grossen Vacuole unbekümmert darum, ob das Plasma anfangs in relativer Ruhe war oder nun sich in Strömung befindet. Denn das ruhende Plasma allein lässt noch nicht auf eine grössere Cohäsion schliessen[1]):

Es könnte in solchem Falle trotzdem wohl die Fähigkeit zum Strömen vorhanden sein, nur sind die bewegenden Kräfte bei Weitem nicht ausreichend, um eine Strömung zu Stande zu bringen. Umgekehrt werden gewiss auch häufig nicht unbeträchtliche bewegende Kräfte vorhanden sein; sie sind aber nicht im Stande die bedeutende Cohäsion der Plasmapartikelchen zu überwinden, so dass das Plasma nicht zum Strömen gebracht wird. Im Groben kann man solche Fälle ja auch mitunter beobachten, wenn sich in den Ecken der Zellen Chlorophyllkörner zusammenballen und entweder für längere Zeit oder gar für immer vom Strome ausgeschlossen bleiben, weil die Kraft des strömenden Protoplasmas zu gering ist, sowohl um die Ballung zu zersprengen als um den Ballen als Ganzes mitzuführen.

Andererseits findet eine dem Auge wahrnehmbare Veränderung im Plasma nicht statt, und doch entsteht nach längerer Zeit Strömung, während sich das Präparat in Wasser oder in einer Lösung befindet. Möglich ist es wohl, dass dann erst allmählich die bewegenden Kräfte sich ausgebildet haben, die Cohäsion aber dieselbe geblieben ist. Doch bleibt es immerhin fraglich, wo in solchen Fällen die Ursachen für das Zustandekommen der Strömung zu suchen sind; mit Sicherheit lässt sich das nicht entscheiden.

---

1) Vergl. Pfeffer. Zur Kenntniss der Plasmahaut. p. 269.

Es darf aber jedenfalls nicht vergessen werden, dass bewegende Kräfte stets vorhanden sind, denn die in jedem lebensfähigen Protoplasma stattfindenden Umlagerungen und Bewegungen sind eben ohne bewegende Kräfte nicht denkbar, mögen sich die Bewegungen nun unmerkbar abspielen oder bis zu sichtbaren Strömungen steigern.

Der Sauerstoff ist selbstverständlich für die Plasmaströmung der sauerstoffathmenden Pflanzen ein unbedingtes Erforderniss, da bei ihnen mit der Verhinderung der Sauerstoffzufuhr alle Lebenserscheinungen überhaupt aufhören und somit auch die Plasmabewegung zum Stillstand kommen muss. Es ist auch für Sauerstoff sehr wahrscheinlich, dass ein Minimum desselben für die Plasmabewegung nothwendig ist. Denn die Strömung kommt bei Sauerstoffentziehung zum Stillstand, noch ehe der Sauerstoff vollständig entfernt ist. Es können z. B. noch Thiere in Plasmodien leben, wenn die Strömung schon zum Stillstand gekommen ist; für die Athmung ist also dann genügend Sauerstoff vorhanden, die Strömung aber steht doch still. Ist in den Wurzelhaaren von Trianea die Strömung zum Stillstand gebracht worden, so beginnt sie erst wieder bei einem Quecksilberdruck von 1,2 mm Sauerstoff[1]) und in den Blatthaaren von Urtica americana fängt sie gar erst bei einem Druck von 2,8 mm Sauerstoff wieder an. Es könnte nun allerdings der bei tiefer liegendem Sauerstoffdruck eintretende Stillstand der Protoplasmabewegung vielleicht erst eine mittelbare Folge des Sauerstoffmangels sein, indem dadurch Veränderungen im Plasma und seinen Thätigkeiten hervorgerufen werden — es machte Clark darauf aufmerksam, dass dieselbe Sauerstoffspannung, welche die Strömung hemmt, auch das Wachsthum sistirt — und dass erst diese neuen Verhältnisse einen hemmenden Einfluss auf die Strömung ausüben. Indessen ist es durchaus nicht unwahrscheinlich, dass der Sauerstoffmangel direkt sistirend auf die Plasmaströmung wirkt. Die Sauerstoffmenge welche zur Athmung noch genügt, ist für die Plasmabewegung zu gering; gerade so wie die Temperatur und häufig auch der Wassergehalt für die Strömung des Protoplasmas nicht hinreichend sind, während das Leben der Zelle durch diese

---

1) Vergl. James Clark. Ueber den Einfluss niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Bericht der deutschen botan. Gesellschaft, 1888. p. 277.



Niedrigkeit des Wassergehaltes und der Temperatur durchaus noch nicht gefährdet ist.

Wenn nun auch für die Bewegung des Plasmas die Anwesenheit einer genügenden Menge Sauerstoff Bedingung ist, so ist sie doch nicht die Ursache der Strömung, da wir sie sonst fast überall haben müssten. Höchstens könnte eine einseitige Wirkung, ein nicht von allen Seiten der Zelle erfolgender Angriff des Sauerstoffs einen Einfluss auf das Entstehen der Strömung haben. Aber auch das trifft nicht allgemein zu. Denn wenn wir auch gesehen haben, dass in einzelnen Fällen (Sagittaria, Elodea, Trianea, viele Luft- und Wurzelhaare), wo der Sauerstoff vorwiegend einseitig Zutritt haben dürfte, Primärströmung vorhanden ist, so stehen diesen andererseits verschiedene andere Beobachtungen gegenüber (z. B. die Wurzelhaare von Azolla filicoloides, die Markstrahlzellen in den jungen Zweigen der Abies- und Pinusarten[1]), bei denen unter ganz ähnlichen Bedingungen eine Primärströmung nicht vorhanden, ja Strömung überhaupt nicht zu erzielen ist (Azolla, die Epidermiszellen der Wurzeln von Lemna). Immerhin mag aber ein solcher einseitiger Angriff unter weiteren günstigen Bedingungen mitunter von Erfolg begleitet sein.

Auch mit der Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs — wie bei Temperaturerhöhungen — findet eine Beschleunigung der Plasmaströmung statt. Wir sehen das besonders an den Fällen, in welchen primäre Strömung vorhanden ist. Diese wird infolge der durch Verletzung vermehrten Athmung[2]) ganz bedeutend beschleunigt. Allerdings steigert sich infolge der erhöhten Athmung auch die Temperatur, doch ist der Effect, welcher hierdurch erzielt wird, bei der Kleinheit der Objecte wohl von keiner Bedeutung; denn die vermehrte Wärme wird an das umgebende Medium abgegeben und wird kaum jemals so bedeutend sein, dass dadurch die Temperatur des Präparates und seiner Umgebung in messbarer Weise erhöht werden könnte. Jedenfalls ist aber der durch die Verletzung bedingte vermehrte Sauerstoffverbrauch ein nicht zu unterschätzender Factor beim Zustandekommen der Protoplasmaströmung infolge von

1) Die Markstrahlzellen sind von Intercellulargängen begleitet. Vergl. Russow. Dorpater Naturforscher-Versammlung. 1882. p. 379.

2) Vergl. Stich. Die Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung. Flora. 1891. p. 20.

Verletzungen. Es ist nicht undenkbar, dass durch die vermehrte Sauerstoffzufuhr der Stoffumsatz so beschleunigt wird, dass erst dadurch die bewegenden Kräfte genügend gesteigert werden, und es nun zu einer sichtbaren Bewegung kommt.

Von keiner Bedeutung für diese Strömungen ist das Licht und vollständig unabhängig von ihm entstehen und vergehen sie (Pilzhyphen); auch von einer durch das Licht hervorgerufenen Beschleunigung schon vorhandener Bewegung ist nichts wahrzunehmen. Dass jedoch in anderer Weise das Licht auf das Plasma Reize ausüben kann, wurde schon oben erwähnt. Ohne Einfluss sowohl auf das Zustandekommen als auch auf die Art und Weise der Strömungen und ihre Richtung ist der Zellkern, der bald passiv in dem Strome mitgeführt wird, bald sich in relativer Ruhe in der Mitte oder an der Seite befindet und von dem Strom umflossen wird.

Unabhängig ist auch die Strömung von der Zellhaut, denn nach der durch die Plasmolyse bewirkten Loslösung des Plasmas von der Zellhaut fährt trotzdem das Plasma fort sich zu bewegen und die Bewegung im Innern der Myxomycetenplasmodien findet statt, obwohl eine starre Zellhaut überhaupt nicht vorhanden ist.

Allen Bewegungserscheinungen des Protoplasmas ist es auch gemeinsam, dass die äussere Schicht stets in relativer Ruhe ist, dass die Bewegung keine Massenbewegung des gesammten Plasmas ist, sondern an beliebigen Stellen entstehen und verschwinden kann, und dass demgemäss auch die Strömung in den verschiedenen Zellen vollständig unabhängig von einander ist.

Gerade letzterer Umstand ist es, welcher sich in deutlichster Weise durch die Verschiedenheit zu erkennen giebt, mit welcher die Protoplasten auf die inneren oder äusseren Einflüsse reagiren. Nicht nur die Zellen desselben Organs, auch die einander scheinbar vollständig gleichen Zellen desselben Gewebes verhalten sich den Agentien gegenüber ganz verschieden, so dass die völlig gleichwerthigen Zellen theils die Plasmaströmung aufweisen, theils sie entbehren. Noch grösser ist die Verschiedenheit, mit welcher sich die einzelnen Objecte einer bestimmten Einwirkung gegenüber verhalten, so dass dieser Eingriff bei einigen Pflanzen vollständig wirkungslos bleibt, während bei anderen Pflanzen die Wirkung mit regelmässiger Sicherheit erfolgt. Hierbei sind gewiss noch manche anderen Factoren im Spiele, die sich jedoch zur Zeit noch unserer

Kenntniss entziehen. Wahrscheinlich ist die Plasmaströmung noch viel allgemeiner verbreitet, als sich bis jetzt gezeigt hat, und vielleicht wird es gelingen, bei Untersuchung des geeignetesten Wachsthumsstadiums auch dort Strömung hervorzurufen und zu beobachten, wo das bisher noch nicht geglückt ist. Jedenfalls hat es durchaus nichts Unwahrscheinliches an sich, wenn Velten[1]) es als ganz allgemeines Gesetz ausspricht, dass scheinbar alles Plasma während einer gewissen Zeit seines Lebens die Fähigkeit sich zu bewegen besitzt[2]); als Thatsache behauptet er es für alle Cambiumzellen. Wenn ich es nun auch nicht bestätigen kann, dass in allen Cambiumzellen jederzeit die Protoplasmaströmung vorhanden ist, so ist es doch nicht unwahrscheinlich, dass zu gewissen Zeiten die Strömung im Cambium existirt oder doch durch äussere Eingriffe hervorgerufen werden kann.

Auch Hofmeister[3]) machte darauf aufmerksam, dass fast in allen Zellen zu gewissen Zeiten die Ausbildung und Anordnung des Plasmas in der Weise beobachtet werden kann, wie es in den Zellen mit strömendem Plasma vorhanden ist, obwohl nicht in jedem Plasma eine Strömung erkannt werden kann; mitunter vielleicht aus dem Grunde, weil die vollständige Homogenität es unmöglich macht etwa vorhandene Strömung zu erkennen. In vielen Fällen wird allerdings auch das Stadium der Zelle ein ungeeignetes sein, so dass äussere Einwirkungen schon aus dem Grunde eine Strömung nicht hervorrufen würden. Auch darf nicht vergessen werden, dass verschiedene Eingriffe nicht nur auf die Strömung einen hemmenden

---

1) Velten. Flora. 1873. p. 82.

2) Velten meint hier mit Bewegung natürlich die sichtbaren Strömungen. — Es sei, wie schon mehrmals, auch hier noch einmal ausdrücklich betont, dass es sich in diesen Untersuchungen stets um die deutlich wahrnehmbaren Plasmaströmungen handelt. Wo von Ruhe bezw. relativer Ruhe die Rede ist, ist selbstverständlich niemals die Ruhe gemeint, die erst nach dem Absterben des Protoplasmas eintritt. So lange das Plasma lebt, befinden sich auch seine Molecüle in Bewegung, die indessen darum in diesen Untersuchungen als Ruhe bezeichnet wurde, weil diese Bewegung sich unseren Sinnen nicht wahrnehmbar vollzieht und auch gegenüber den viel lebhafteren, sichtbaren Protoplasmaströmungen den Eindruck der Ruhe macht.

Es sei also nochmals hervorgehoben, dass die sichtbaren Strömungen aus den nicht erkennbaren, aber vorhandenen molecularen Bewegungen hervorgehen.

3) Hofmeister l. c. p. 35.

bis zur Formänderung des Plasmas gehenden Einfluss ausüben, sondern auch das ruhende Plasma in einer Weise innerlich verändern, dass eine Strömung überhaupt nicht entstehen kann.

Aus dem bisher Gesagten ist ersichtlich, dass die Strömung des Protoplasmas zwar eine Aeusserung seiner Lebensthätigkeit ist, dass jedoch weder die Strömung überhaupt noch die Beschleunigung derselben einen Ausdruck für die Energie dieser Lebensthätigkeit bildet, da wir das Plasma in kräftig vegetirenden (z. B. Cambium-) Zellen in Ruhe, in absterbenden dagegen zuweilen strömend sehen.

Nägeli[1]) schloss daraus, dass die Strömung des Lichts nicht benöthigt und sowohl in vollständiger Dunkelheit als auch im Licht vor sich gehen kann, dass die Rotation und Circulation nicht mit der Assimilation, sondern mit den chemischen Veränderungen in Beziehung steht, welche mit der Rückbildung der organischen Verbindungen beginnen und mit der vollständigen Zersetzung aufhören. Und auch die Glitschbewegung und Tanzbewegung sind Erscheinungen aus der absteigenden Reihe chemischer Processe[2]). Die Rotation und Circulation ist danach eine Folge der Rückbildung (vielleicht der Verbrennung), die Tanzbewegung ist der Ausdruck der Zersetzung nach Aufhören des Lebensprocesses; die Glitschbewegung soll zwischen beiden Processen in der Mitte stehen.

Zweifellos ist die Tanzbewegung nur Molecularbewegung in abgestorbenen Zellen, also — nach Nägeli — der Ausdruck der Zersetzung. Auch die Rotation und Circulation mag wohl mit Verbrennungsprocessen in Zusammenhang stehen. Nicht wahrscheinlich aber ist es, dass die Glitschbewegungen den Uebergang von den Processen der Rückbildung zu denen der Zersetzung bilden sollen.

Letzteres gewinnt aber um so mehr an Unwahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass die Conjugaten diese Glitschbewegung in jedem Stadium zeigen. Noch ehe bei der Theilung die Querwand vollendet ist, zeigen die Tochterzellen diese Plasmabewegung, und es ist nicht wohl anzunehmen, dass die sich vergrössernden und kräftig wachsenden Zellen die Zersetzung ihrer organischen Verbindungen durch ihr Wachsthum befördern sollten. Auch kommen die Strömungen des Plasmas vor dem Tode der Zelle häufig zum

1) Nägeli l. c. p. 78, 80.

2) Nägeli l. c. p. 88.

Stillstand und es ist gerade dann, wenn die Zersetzung wahrscheinlich recht lebhaft in der Zelle vor sich geht, nichts von Strömungen oder gar Glitschbewegungen zu bemerken.

Auch ist zu beachten, dass beim Auftreten der Strömung zuerst die Glitschbewegung erscheint, die erst allmählich in die lebhaftere Circulation und Rotation übergeht. Die Glitschbewegung ist also der Strömungszustand, welcher sich am meisten der relativen Ruhe des Plasmas nähert und am wenigsten von dem normalen Zustand desselben abweicht. Sie wäre also den Processen der Zersetzung jedenfalls entfernter als die Rotation und Circulation.

Nicht in dieser unbedingten Weise wie Nägeli fasste Wigand die Plasmaströmung als Symptom des erlöschenden Zellenlebens auf, doch wandte auch er sich mehr der Ansicht zu, es sei die Plasmaströmung ein Symptom einer schwindenden Lebensthätigkeit und nicht einer gesteigerten[1]).

Am weitgehendsten nach dieser Richtung ist die Ansicht von Keller[2]). Hier wird die Protoplasmaströmung durchaus als Symptom des Absterbens aufgefasst und gesagt, dass die Strömung „erst in Folge pathologischer Zustände" auftritt und nicht im Zusammenhang mit der normalen Lebensthätigkeit steht.

Dem widersprechen aber aufs evidenteste die Fälle, in welchen die Strömung primär vorhanden ist, in kräftigen, lebensfähigen, ja, noch wachsenden Zellen. In einzelnen Zellen sind die Strömungen während des ganzen Lebens der Zelle vorhanden, auch in ihrem jüngsten Zustand, der doch unmöglich dann als pathologischer bezeichnet werden darf. In anderen Zellen erlischt dies „Symptom des Absterbens" noch vor dem Tode; in wieder anderen Fällen kommt es trotz des Absterbens überhaupt nicht zu einer Strömung und die Zelle geht ohne jedes Symptom des Absterbens zu Grunde. Es soll nun keineswegs bezweifelt werden, dass die Plasmaströmung, welche auf so verschiedene Weise zu entstehen pflegt, auch einmal eine Folge krankhafter Zustände sein kann, und es wurde schon oben darauf hingewiesen, dass die in solchen Fällen entstehenden Stoffwechselproducte auch von der kranken Stelle aus auf die gesunden Zellen einen Einfluss ausüben werden. Aber es erscheint

1) Wigand l. c. p. 219.
2) Keller l. c. p. 8.

keineswegs gerechtfertigt, diesen einzelnen Fall zu generalisiren und ihm alle andern unterzuordnen.

Ja es könnte doch auch die Protoplasmaströmung, weit entfernt eine schädliche Bedeutung zu haben, ganz im Gegentheil eine nutzbringende Reaction gegen irgend welche durch die äusseren Eingriffe sich geltend machenden schädlichen Einflüsse involviren. Die Reactionsfähigkeit des Protoplasmas, die sich hier in der Strömung äussert, kann an und für sich ja gar nichts aussagen über ihre Schädlichkeit oder Unschädlichkeit.

Auch durch das Licht und die Schwerkraft werden auf das Protoplasma Reize ausgeübt, deren Wirkungen sich als heliotropische bezw. geotropische Krümmungen zu erkennen geben; man könnte mit demselben Recht wie die Strömungserscheinungen auch diese Krümmungen pathologische Zustände nennen. Diese sind es aber ebensowenig wie jene. Mir scheint vielmehr die Protoplasmaströmungen sind Reizerscheinungen des Plasmas, welche durch die verschiedensten inneren, sowie äusseren Einflüsse hervorgerufen werden können. Wie alle Reizerscheinungen pflanzt sich auch diese eine Strecke weit, aber nicht unbegrenzt fort. In sehr vielen Fällen — wohl in den meisten — klingt der Reiz aus und das Protoplasma kommt wieder zum Stillstand. Die ganze Reizerscheinung zeigt es, dass nicht durch Kräfte von aussen die Bewegung dem Plasma mitgetheilt wird, sondern dass die Kräfte im Protoplasma selbst vorhanden sind, aber durch irgend einen Anstoss erst frei gemacht werden müssen, ehe wir die Wirkungen dieser Kräfte wahrnehmen können. Diese Anstösse zum Auslösen der Kräfte können wir in vielen Fällen durch äussere Eingriffe ertheilen, in sehr vielen Fällen aber geschieht diese Auslösung durch innere Eingriffe; dann sind die Erschütterungen aber stets so gering, dass wir sie nicht wahrnehmen können, sondern nur ihren ausserordentlichen Effect bemerken. Die Kräfte, welche dann frei werden und die Strömung bewirken, kommen aus den chemischen Umwandlungen und Processen, welche durch den ununterbrochenen Eingriff des atmosphärischen Sauerstoffs in fortwährendem Fluss erhalten werden und daher die Plasmamolecüle nicht in das Gleichgewicht kommen lassen.

Schluss.

In die Mechanik der im Vorstehenden behandelten Protoplasmabewegungen ist ein klarer Einblick zur Zeit noch nicht gewonnen. Ist jetzt auch die früher aufgestellte Ansicht, dass die Bewegung durch Wimpern, welche an der Innenwand schwingen, hervorgebracht wird, und die Anschauung, dass die Bewegung von den Plasmakörnchen ausgeht, wohl allgemein abgethan, so kann dies von der Contractilitätstheorie noch nicht behauptet werden. Wenn jedoch die Protoplasmaströmung als Contractilitätserscheinung aufgefasst wird, so ist damit über die Mechanik der Bewegung noch nichts ausgesagt, und es bedeutet nur soviel, dass die organisirte Plasmasubstanz eine Annäherung ihrer festen Theile ermöglicht. Auf welche Weise jedoch diese Annäherung erfolgt, darüber erfahren wir aus der Bezeichnung „Contractilität" nichts. Es hatte daher Hofmeister[1]) zur Erklärung dieser Erscheinung die Annahme gemacht, dass die Veränderlichkeit des Imbibitionsvermögens des Protoplasmas die Strömungen bewirke. Indem einzelne Partikel des Protoplasmas Wasser ausscheiden, andere dasselbe — mit grösserer Begierde — anziehen, kann es auf weite Strecken hin in Bewegung versetzt werden. Die Ursachen für die Veränderlichkeit der Imbibition des Plasmas versuchte dann Sachs[2]) in Verbindung mit der Hofmeister'schen Annahme in einer Erklärung der Molecularstructur des Plasmas zu finden, wonach die nichtkugeligen Molecüle von Wasser umgeben und — ausser ihrer Anziehung — mit Richtkräften begabt sind; dadurch würde ein labiles Gleichgewicht hergestellt werden, welches durch die geringsten Anstösse in der weitgehendsten Weise gestört werden kann.

Obwohl nun gegen eine solche Erklärung vom mechanischen Standpunkte aus nicht das Geringste eingewendet werden kann, so bleibt diese Erklärung aber doch nur eine Hypothese, welche zwar nicht den Thatsachen widerspricht, aber auch nicht vollständig befriedigen dürfte.

Aus den Thatsachen folgt aber unbestreitbar, dass sich die Bewegung eines zähflüssigen Mediums in einem leichterflüssigen vollzieht; die äussere Schicht des zähflüssigen Mediums befindet sich in Ruhe, während das leichterflüssige Medium sich in der gleich-

1) Hofmeister l. c. p. 63 ff.

2) Sachs. Experimentalphysiologie. 1865. p. 451 ff.

sinnigen Bewegung wie das zähere befindet; die Geschwindigkeit nimmt nach der Hautschicht und der Mitte des Zellsaftes hin ab. Als Sitz der Kräfte, welche diese Bewegungen hervorrufen, bezeichnete Nägeli[1]) für die Rotation und Glitschbewegung den Primordialschlauch. Es müssten dann aber die dem Primordialschlauch anliegenden Partieen in schnellster Bewegung sein. Dies soll zwar nach Nägeli zutreffen, thatsächlich aber ist das jedoch nicht der Fall. Je näher dem Primordialschlauch, desto geringer ist die Schnelligkeit, und die dem Schlauch direct angrenzenden Partieen des Plasmas sind sogar vollständig in Ruhe.

Für die Circulation nimmt dagegen Nägeli als Sitz der Kräfte, deren Natur er nicht discutirt, die Oberfläche der Plasmaströmchen[2]) (Grenzfläche der beiden Medien)[3]) an; der Zellsaft soll dann den Stützpunkt darbieten für die Plasmaströmung und sich selbst dann natürlich im entgegensetzten Sinne bewegen. Aber auch hier ist die Bewegung des Zellsaftes die gleiche wie bei der Rotationsströmung, die sich ja auch von der Circulation nur durch ihre grössere Intensität unterscheidet. Um so seltsamer wäre es aber auch, wenn die verschiedenen Strömungsarten nicht dieselben Bewegungsursachen haben sollten, und bei dem Uebergang der verschiedenen Strömungsweisen müssten dann auch die Bewegungen zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Stellen aus erregt und unterhalten werden: beim Beginn der Glitschbewegung wäre der Primordialschlauch der Sitz der Kräfte; derselbe ginge auf die Oberfläche der Plasmastränge allmählich über, wenn aus der Glitschbewegung die Circulation wird, und kehrte wieder in den Primordialschlauch zurück, wenn sich die Circulation zur Rotation entwickelt hat.

Die Beobachtung, dass die Schnelligkeit der Bewegung vom Zellsaft nach dem Primordialschlauch im Protoplasma einerseits und vom Plasma nach der Mitte der Zelle im Zellsaft andererseits abnimmt, scheint nun darauf hin zu deuten, dass der Sitz der Kraft auf der Grenze zwischen Protoplasma und Zellsaft sich befindet[4]).

Nun wies Berthold darauf hin, dass durch die Berührung der beiden Flüssigkeiten des Plasmas und des Zellsaftes die Bedingungen

---

1) Nägeli l. c. p. 74, 82, 87.
2) Nägeli l. c. p. 87.
3) Nägeli und Schwendener l. c. p. 393.
4) Vergl. Berthold l. c. p. 115 ff.

für die Hervorrufung von Emulsionsbewegungen gegeben sind, da die in beiden ununterbrochen stattfindenden Umsetzungen die Oberflächenspannung zwischen Plasma und Zellsaft fortwährend beeinflussen. Finden nun, was sehr wahrscheinlich ist, diese continuirlichen Umlagerungen nicht an allen Stellen des Plasmas und des Zellsaftes in gleicher Weise statt, so entstehen natürlich auch Differenzen in den Oberflächenspannungen, die sich in stetem Wechsel befinden werden. Es wären damit die bewegenden Kräfte gegeben und es hinge dann nur noch von ihrer Grösse ab, ob und wie schnell sie die Plasmatheilchen bewegen können.

Auch zeigte dann Berthold, wie die verschiedenen Formen der Plasmabewegung als Emulsionsströmungen aufgefasst werden können.

Demgegenüber beobachtete Pfeffer[1]), dass nach dem Eindringen von Ammoncarbonat, Wasserstoffsuperoxyd u. s. w. in die Zellen der Staubfädenhaare von Tradescantia auf der Grenze des Plasmas am Zellsaft nichts Auffälliges zu bemerken war, dass also durch die erneuten Differenzen der Oberflächenspannung kein weiterer merkbarer Effect in der Strömungserscheinung erzielt wurde. Allerdings ist es vielleicht auch sehr schwierig, im strömenden Plasma noch weitere Gestaltungsveränderungen, wie sie durch Oberflächenspannungen erzielt werden können, wahrzunehmen. Aber auch noch andere Beobachtungen deuten darauf hin, dass Emulsionsbewegungen kaum die Ursache der Strömungserscheinungen sein können. Der Zellsaft befindet sich zwar mit dem Plasma in gleichsinniger Bewegung, doch strömt er langsamer als das Plasma. Er müsste jedoch als das weniger dichte Medium in schnellerer Bewegung sein, wenn sich an der Grenze zwischen Zellsaft und Plasma aus Spannungsdifferenzen die bewegenden Kräfte entwickelten. Das Plasma müsste sich in viel langsamerer Bewegung befinden, während es thatsächlich schneller als der Zellsaft strömt. — Diese Thatsachen lassen sich also vorläufig noch nicht mit der Emulsionstheorie vereinigen, und dieselbe kann zunächst nur als Hypothese betrachtet werden[1]).

---

1) Pfeffer. Zur Kenntniss der Plasmahaut. p. 275.

2) Auch Quincke (Annal. der Physik und Chemie. 1888. p. 639) hat gleichfalls als mechanische Ursache der Plasmabewegung die Oberflächenspannung angegeben, doch verlegt er den Sitz der Kraft in die Aussenhaut, die demnach in schnellster Bewegung befindlich sein müsste, während sie jedoch in Ruhe ist.

Die Bewegung, welche der Zellsaft besitzt, lehrt zunächst mit Sicherheit nur, dass der Zellsaft die Stütze für die Bewegung des Protoplasmas nicht sein kann. Die geringere Beweglichkeit des Zellsaftes gegenüber dem Plasma erweckt dabei den Anschein, als ob der Zellsaft passiv vom Plasma mitbewegt wird. Wie wir gesehen haben, kann aber auch der Primordialschlauch wegen der Bewegungslosigkeit seiner angrenzenden Theile nicht als Sitz der bewegenden Kräfte in Betracht kommen; die bewegende Ursache muss daher im Protoplasma selbst vorhanden sein.

Auch auf die Elektricität als Ursache der Protoplasmabewegung hat man mehrfach hingewiesen, indess mit wenig Erfolg; denn es ist vergeblich versucht worden, die Rotationsströme durch Umwenden eines um die Zelle geführten gleichsinnigen elektrischen Stromes umzukehren, ja, es ist nicht einmal gelungen, den Strom in dem einen Fall zu beschleunigen, im anderen zu verlangsamen, was doch wohl geschehen müsste, wenn die im Plasma wirkenden Kräfte elektrischer Natur wären. Auch zeigten Zellen mit strömendem Plasma vollständigen Indifferentismus, als sie zwischen starken Magnetpolen beweglich suspendirt wurden[1]).

In der Erklärung der mechanischen Ursachen der Plasmaströmung leistet also keine der verschiedenen Hypothesen das, was man von einer Theorie erwarten muss. Es wird daher weiteren Forschungen vorbehalten bleiben müssen, die Lücken dieser Hypothesen auszufüllen oder eine neue, vollständig befriedigende Theorie an ihre Stelle zu setzen.

---

1) Reinke. Pflüger's Archiv für Physiologie. 1882.

Studien über Zygoten II.

Die Befruchtung von Oedogonium Boscii.

Von

Dr. H. Klebahn.

Mit Tafel III.

Einleitung.

Als Zygoten im weitesten Sinne sind alle durch die unmittelbare Verschmelzung zweier membranlosen Geschlechtszellen entstehenden Vermehrungszellen der Algen bezeichnet worden, einerlei, ob die copulirenden Elemente ruhend oder beweglich, gleichartig oder ungleichartig sind[1]). In diesem Sinne müssen also auch die befruchteten Eizellen von Oedogonium, Coleochaete, Chara etc. als Zygoten angesehen werden, und daher mag es gerechtfertigt sein, wenn ich die nachfolgenden Beobachtungen über die Befruchtung bei Oedogonium als zweiten Theil meinen „Studien über Zygoten"[2]) anreihe. Dazu kommt, dass die leitenden Gesichtspunkte hier wie dort dieselben sind, in erster Linie die Frage nach dem Schicksale der Zellkerne in dem Producte der Befruchtung.

---

1) Falkenberg, Die Algen im weitesten Sinne, p. 167. (Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II.)

2) Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXII, p. 415—443.

Es liegt zwar kein Grund vor, an der Richtigkeit des Analogieschlusses, dass auch bei der Befruchtung der Algen, sowie überhaupt der niederen Kryptogamen, überall eine Vereinigung der Kernelemente der Gameten zu dem Kerne des Befruchtungsproductes stattfinde, zu zweifeln; indessen ist der Beweis für die wirkliche Verschmelzung der Kerne bislang nur für Ectocarpus siliculosus[1]), einige Conjugaten[2]) und, wie es scheint, für einige Pilze[3]) mit Sicherheit erbracht worden. In einigen weiteren Fällen hat man zwar die beiden Sexualkerne innerhalb der Zygote gesehen, ohne dass indessen die Verschmelzung selbst nachgewiesen worden wäre[4]).

Wenn es schon aus dem einfachen Grunde, mehr Beweismaterial herbeizuschaffen, wünschenswerth erscheint, dass der Kernverschmelzung bei der Befruchtung der Kryptogamen weitere Aufmerksamkeit geschenkt werde, so gewinnt diese Aufgabe doch auch aus verschiedenen anderen Gründen noch ein besonderes Interesse.

Zunächst ist die Frage noch offen, wie weit im Pflanzenreiche Erscheinungen vorkommen, die der im Thierreiche, wenigstens bei den Metazoen, wohl allgemein vor oder während der Befruchtung eintretenden Absonderung der Richtungskörperchen vergleichbar sind. Gerade bei Oedogonium, sowie auch bei Coleochaete und Vaucheria hat man in dem Ausstossen von Schleim beim Oeffnen der Oogonien etwas den Richtungskörperchen Entsprechendes sehen wollen; ob aber in diesem Schleime Zellkernbestandtheile enthalten sind oder nicht, darüber fehlen bestimmte Untersuchungen, von einer Notiz bei Strasburger[5]) und einigen Bemerkungen in dem in jüngster

---

1) Berthold, Mittheil. aus d. zool. Station zu Neapel II, 1881, p. 406.

2) Spirogyra: Schmitz, Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. 1879, p. 367. Overton, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., VI. 1888, p. 68. Klebahn, daselbst p. 162. — Zygnema und Cylindrocystis: Klebahn, a. a. O. — Closterium und Cosmarium: Studien über Zygoten I.

3) Pythium: Fisch, Tageblatt Naturf.-Versamml. 1885. — Basidiobolus und Cystopus: Chmielevsky, Arb. neuruss. naturf. Gesellsch. XIII, p. 113—121. Odessa, 1888. (Russisch, s. Bot. Centralbl. XXXVIII, p. 789.)

4) Volvox: Overton, Bot. Centralbl. XXXIX, 1889, p. 245. — Fucus: J. Behrens, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. IV, 1886, p. 102. — Peronospora: Wager, Annals of Botany IV, No. 13. 1889.

5) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, Gustav Fischer, 1884, p. 93.

Zeit erschienenen Aufsatze von J. Behrens[1]) über Vaucheria abgesehen, noch völlig.

Sodann hat sich in den bisher untersuchten Fällen ergeben, dass die Kernverschmelzung der Vereinigung der Gameten nicht immer sogleich folgt, sondern dass Wochen oder selbst Monate darüber vergehen können[2]), und dass ausserdem in einigen Fällen, wie bei Closterium, Cosmarium[3]) und Spirogyra[4]), verwickelte und höchst auffällige Vorgänge an den Zellkernen im Zusammenhange mit deren Verschmelzung auftreten.

Endlich nehmen die im Thallus mit zahlreichen Zellkernen begabten Algen und Pilze hinsichtlich ihrer Befruchtung ein besonderes Interesse in Anspruch. Bei einigen scheint sich nach den vorliegenden Untersuchungen[5]) vor der Befruchtung ein einziger Kern in der Eizelle herauszubilden; bei Vaucheria sind dagegen nach meinen Erfahrungen, d. h. soweit es mir bis jetzt gelang, den sehr hartnäckigen Zygoten mit Färbungsmitteln beizukommen, noch lange nach der Befruchtung, bis zur Ausbildung einer ziemlich dicken Membran, zahlreiche kleine Kerne vorhanden, und die zuerst von Schmitz[6]) ausgesprochene, von J. Behrens[7]) wieder aufgenommene Ansicht, dass der in den reifen Zygoten enthaltene, übrigens auch ohne Färbung nachweisbare rundliche Körper ein Zellkern sei und seine Entstehung der Verschmelzung der kleinen Kerne verdanke, entbehrt noch jeder thatsächlichen Grundlage.

Die genannten Verhältnisse regten mich zur Beschäftigung mit den Befruchtungserscheinungen bei den niederen Kryptogamen an. Es wurden zunächst Oedogonium, Nitella, Chara, Coleochaete und Vaucheria untersucht. Die Beobachtungen an Oedogonium sind

---

1) Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. VIII, 1890, p. 314—318.

2) Basidiobolus: Chmielevsky, a. a. O. — Spirogyra, Closterium und Cosmarium: Klebahn, a. a. O. und Studien über Zygoten I.

3) Studien über Zygoten I.

4) Chmielevsky, Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures. (Arb. d. Gesellsch. d. Naturforsch. der Charkower Universität.) Bd. XXV. (Russisch, ohne Résumé in einer anderen Sprache.)

5) Fisch, Wager, a. a. O., Chmielevsky, Botanisches Centralblatt Bd. XXXVIII, p. 789.

6) Sitzungsberichte d. niederrhein. Gesellsch. in Bonn 1879, p. 349.

7) a. a. O.

insofern zu einem gewissen Abschlusse gediehen, als es gelang, das Verhalten des Kerns bei der Befruchtung bis zur vollendeten Kernverschmelzung in ziemlich lückenlosen Stadien zu verfolgen. Dieselben wurden grösstentheils bereits vor längerer Zeit (Winter 1889/90) gewonnen und seien hiermit, zugleich mit einigen anderen gleichzeitig gemachten Erfahrungen, der Oeffentlichkeit übergeben, obgleich ich manche Frage, die sich bei der Untersuchung ergab, noch zuvor zu lösen gewünscht hätte; doch ist es mir bis jetzt nicht gelungen, dieselbe Pflanze wieder aufzufinden, oder gleich geeignetes Material einer anderen Art zu bekommen. Ich beschränke daher meine Mittheilungen im Wesentlichen auf das, was ich an der einen genau untersuchten Art ermittelt habe.

Diese Art ist Oedogonium Boscii (L. Cl.) Wittr. forma α; Herr Prof. Dr. V. B. Wittrock in Stockholm hatte die Güte, mir dieselbe zu bestimmen. Doch will ich hervorheben, dass an dem mir vorliegenden Materiale die Oogonien stets einzeln, niemals, wie es nach der Diagnose[1]) auch vorkommt, auch zu zweien gebildet wurden. Die Maasse waren (in μ): Weibliche Fäden, vegetative Zellen dick 17—21, 3—5 mal so lang, Oogonien d. 38—44, l. 70—84, Oosporen d. 30—39, l. 40—61; männliche Fäden, vegetative Zellen d. 16—19, 3—6 mal so lang, Antheridiumzellen d. 15—16, l. 7—11.

Oedogonium Boscii scheint, soweit ich nach der mir zugänglichen Literatur schliessen kann, in Deutschland noch wenig beobachtet worden zu sein[2]). Ich fand die Pflanze Anfang September 1889 in demselben Graben auf der „Wisch" beim Krankenhause zu Bremen, aus welchem auch das Material zu meinen Untersuchungen über Closterium stammt, dessen Algenflora jetzt aber leider durch die Umwandlung der ganzen umliegenden Wiesenflächen in Ackerland vernichtet zu sein scheint.

1) Wittrock, Prodromus Monographiae Oedogoniearum. Nova Acta reg. soc. scient. Upsal. Ser. III, Vol. IX, p. 35.

2) Wittrock, a. a. O., giebt dieselbe von Deutschland nicht an, wohl aber von Oesterreich. Hansgirg, Prodromus der Algenflora von Böhmen, erwähnt p. 47 Wittingau als Fundort. Von Kirchner wird sie in der Kryptogamenflora von Schlesien nicht und in den Berichten der Commission für die Flora von Deutschland (1885—1890) nur von Wittingau aufgeführt.



Die in reichlicher Fructification begriffenen Algen wurden nach dem Einsammeln einige Tage in einem Glasgefässe cultivirt. Während dieser Zeit entnahm ich wiederholt Proben, fixirte dieselben mit Chromsäure und färbte sie mit Hämatoxylin. Dann kamen die Fäden in verdünntes Glycerin, das sich durch Verdunsten allmählich concentrirte, dann in Phenol, dann in Kreosot, hierauf in eine Lösung von Canadabalsam in Kreosot und zuletzt wurde reiner Balsam zugesetzt. Bei vorsichtigem Arbeiten nach diesem Verfahren lassen sich Schrumpfungen fast ganz ausschliessen.

Kerntheilung.

Die Vorgänge bei der Theilung des Zellkerns von Oedogonium sind bereits 1880 von Strasburger[1]) beschrieben und abgebildet worden. Die Untersuchung hatte dabei an Fäden, die mit Chromsäure fixirt, mit Carmin gefärbt und zur Entfernung der Stärke mitunter in Wasser gekocht worden waren, einfach in Wasser, Glycerin oder auch in Kali stattgefunden. Bei der Anwendung stärker aufhellender Substanzen, wie Phenol oder Canadabalsam, müssen offenbar manche Einzelheiten besser hervortreten, namentlich die chromatischen Elemente. Es konnte daher festgestellt werden, dass der Charakter der Kerntheilung bei Oedogonium dem der höheren Pflanzen noch weit mehr ähnelt, als nach Strasburger's Abbildungen zu schliessen ist. Besonders gilt dies für das Knäuelstadium (die Anordnung der chromatischen Elemente, wie sie in Strasburger's Fig. 50 (Taf. XII) dargestellt ist, dürfte wohl nur eine Folge ungenügender Aufhellung sein); aber auch die hakenförmigen Krümmungen der Kernfäden zeigen sich auf das deutlichste. Das umgebende Protoplasma grenzt sich ziemlich scharf gegen die Kernhöhle ab, innerhalb welcher die Differenzirungen der Kernsubstanz sich abspielen (Fig. 1—3). Im Uebrigen kann ich mich den Angaben Strasburger's völlig anschliessen. Deutlich entwickelte Spindelfasern habe auch ich nicht gesehen; da die Kerntheilung nicht in erster Linie mein Interesse in Anspruch nahm,

1) Zellbildung und Zelltheilung. Jena, 1880, p. 187—194. Taf. XII, Fig. 43—66.

so wurde übrigens die Wirkung anderer Reagentien als der Chromsäure, die indessen bei anderen Algen, z. B. Chara, Cosmarium, auch die Spindelfasern gut fixirte, nicht erprobt. Die Anlage der Querwand erfolgt zwischen den Tochterkernen, die sich einander zunächst wieder nähern, erst nachdem beide in das Knäuelstadium eingetreten sind oder dasselbe sogar schon etwas überschritten haben, wie auch aus Strasburger's Darstellung bereits hervorgeht. An gefärbten Präparaten (Fig. 4) erscheint die junge Querwand als eine lose Platte, die nicht an ihrem Rande mit der Zellwand verwachsen ist. Da ich es nicht für wahrscheinlich halte, dass die einprocentige Chromsäurelösung den Randtheil der jungen Scheidewand zur Lösung bringt, so glaube ich mich in Bezug auf das Verhalten der Querwand, trotz der Erörterungen Wille's[1]), Strasburger[2]) anschliessen zu müssen.

Der Cellulosering und die junge Membran, welche nach vollendeter Kerntheilung und Scheidewandbildung durch Ausdehnung des letzteren entsteht, zeigen eine von der übrigen Zellwand abweichende Reaction; sie speichern nämlich den Hämatoxylinfarbstoff sehr energisch auf und treten deshalb auch in Balsampräparaten sehr gut hervor; ihre Beschaffenheit scheint eine etwas gallertartige[3]) zu sein. Dasselbe Verhalten hat auch die später zu erwähnende Lamelle, welche bei der Oeffnung der Oogonien eine Rolle spielt.

Die Lage der sich theilenden Zellkerne ist nach dem Werthe der Theilungsproducte der sich theilenden Zellen verschieden. In den männlichen Fäden befinden sich die Kerne am oberen Ende der Zelle (dem Kappenende, wo der Ring und der Riss in der

1) Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. XVIII, p. 450.

2) a. a. O. p. 192.

3) Die Membranen einiger mit Gallerthülle versehenen Conjugaten (Cosmarium margaritiferum, gewisse Mougeotia- und Spirogyra-Arten) färben sich gleichfalls stark mit Hämatoxylin; dasselbe gilt für Nitella- und Chara-Arten. Bei einer Conferva-Art konnte ich durch diese Färbung feststellen, dass da, wo die H-förmigen Membranstücke einander berühren (vergl. Wille, a. a. O., Taf. XVI, Fig. 15—33), eine Kittsubstanz von ähnlicher Reaction zwischen ihnen abgeschieden ist. In Folge dieses Umstandes gewähren die gefärbten Confervafäden ein sehr eigenthümliches Bild. Sie erscheinen wie aus abwechselnden, gefärbten und ungefärbten Ringen von ungefähr gleicher Breite zusammengesetzt; die gefärbten Ringe ~~umfassen die~~ Zellen in deren Mitte, die farblosen umfassen die Querwände und die angrenzenden Theile der beiden benachbarten Zellen.

Membran sich bilden). Der obere Tochterkern liegt etwa innerhalb des Ringes (bei der ersten Theilung) oder eben unterhalb desselben (bei den späteren Theilungen), und hat nur einen sehr kurzen Weg zurückzulegen, um in die junge Antheridiumzelle hinein zu gelangen; mit ihm zugleich wird nur eine sehr geringe Protoplasmamenge in letztere aufgenommen. Der andere Kern bleibt fast an seinem Orte liegen; er kehrt in den ruhenden Zustand zurück und schreitet dann alsbald zu einer neuen Mitose, bis die gehörige Zahl von Antheridiumzellen, bei dieser Art nicht viel mehr als drei oder vier, abgegliedert ist. In den Zellen der weiblichen Fäden dagegen, wenigstens sobald dieselben sich zur Bildung von Oogonien anschicken, findet man die in Theilung begriffenen Kerne am unteren Ende (Fig. 1—4). Da die neue Querwand in diesem Falle der unteren Querwand der Mutterzelle sehr nahe liegt[1]), so gelangt fast der gesammte Protoplasmainhalt der Mutterzelle bei der Streckung des Ringes und dem Aufrücken der Querwand in die obere Tochterzelle, zuletzt also in das Oogonium, während die unteren Tochterzellen ausserordentlich plasmaarm sind. Beide Kerne legen dabei einen weiten Weg zurück, namentlich der obere Tochterkern. Theilungsstadien vegetativer Zellen standen mir zu eigener Untersuchung nicht in genügender Menge zu Gebote. Sie zeigen aber bei der von Strasburger[2]) besprochenen Art ein intermediäres Verhalten. Dasselbe dürfte auch bei der von mir untersuchten Art der Fall sein, da sich die vegetativen Zellen im Protoplasmagehalte nicht von einander unterscheiden.

Beschaffenheit der vegetativen, sterilen und sexuellen Zellkerne.

Zwischen den Kernen in den Zellen der vegetativen, der weiblichen und der männlichen Fäden finden sich bei der vorliegenden Art nicht unbedeutende Unterschiede, die mit Verschiedenheiten in den Zellen selbst correspondiren. Die vegetativen Zellen

---

1) Die verschiedene Lage der Querwand ist bereits von Pringsheim besprochen worden. Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. I, p. 30 u. 34.

2) a. a. O. Taf. XII, Fig. 51—66.

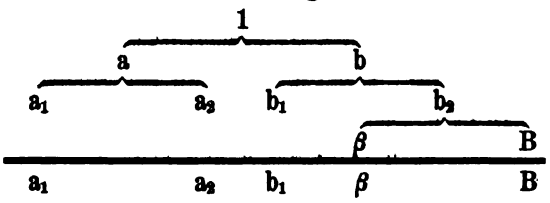
haben einen mässig reichlichen Protoplasmainhalt; ihre Chromatophoren enthalten mehrere (ca. 6—10), mit Hämatoxylin sich nur schwach tingirende Pyrenoide[1]), die von einer Stärkescheide umgeben sind. Der Zellkern ist relativ gross, ca. 9 μ, etwas körnig und stets mit einem deutlichen Nucleolus versehen (Fig. 21). Zwischen den Kernen in den Kappenzellen und in deren unteren Schwestern sind keine bemerkbaren Unterschiede vorhanden.

Sehr verschieden von einander sind dagegen die Kerne in den weiblichen Fäden, entsprechend den Unterschieden, welche sich durch die Zelltheilungsfolge zwischen den Zellen derselben herausbilden. Es sei gestattet, diese zunächst kurz zu charakterisiren, da sie eine gewisse Gesetzmässigkeit erkennen lässt. Besonders häufig finden die Theilungen nämlich nach dem im Folgenden dargestellten Schema statt, doch hebe ich ausdrücklich hervor, dass auch Abweichungen vorkommen.

Eine Fadenzelle (1) theilt sich zunächst in eine untere Tochterzelle (a) und eine obere (b). Diese theilen sich beide wieder, wahrscheinlich die obere zuerst, so dass dann vier Zellen vorhanden sind (a_1 a_2 b_1 b_2). Die oberste der letzteren (b_2) ist die Oogoniummutterzelle; durch ihre abermalige Theilung entstehen das Oogonium (B) und dessen von Pringsheim als Stützzelle bezeichnete Trägerin (β). Bei dem nunmehr vorhandenen Zustande, den man sehr häufig antrifft, folgt also auf vier unfruchtbare Zellen jedesmal ein Oogonium (a_1 a_2 b_1 β B a_1 a_2 b_1 β B etc.). Letzteres zeigt dann an seiner Kappe drei Risse, falls nicht in Folge älterer Zelltheilungen noch weitere hinzukommen; einen Riss hat die Zelle a_2

1) Ich habe mich in den Studien über Zygoten I auf Grund der unzweifelhaften Theilungsfiguren an den Pyrenoiden der Cosmariumkeimlinge gegen die Krystallnatur dieser Gebilde ausgesprochen. Ungefähr gleichzeitig zeigte Hieronymus (Cohn's Beiträge zur Biologie, Bd. V, p. 359 ff.), dass die Pyrenoide von Dicranochaete einen Krystall enthalten, der also von einer nicht krystallinischen Schicht umgeben ist. Hierdurch dürfte die Streitfrage nach dem Wesen der Pyrenoide dahin entschieden sein, dass letztere nicht Krystalle sind und sich daher durch Theilung vermehren können, dass sie aber in vielen Fällen Krystalle enthalten und diesen ihre häufig eckige Form und unter Umständen ihre Doppelbrechung verdanken. Die Pyrenoide von Oedogonium Boscii zeigen auch eckige Form und dürften daher krystallhaltig sein. — Bei einigen anderen Arten tritt durch Hämatoxylin eine stärkere Färbung der Pyrenoide ein, wodurch die Untersuchung der Kerne in den Zygoten erschwert wird.

an ihrer kleinen Kappe; die oberen Ränder der übrigen drei Zellen überragen scheidig die Zellwände ihrer oberen Nachbarzellen ein wenig, besonders auffällig ist dies bei der untersten (a_1). Zur besseren Uebersicht sei ein Schema hergesetzt:



In vielen Fällen entwickelt sich die Zelle a_2 wieder zu einer Oogoniummutterzelle; nachdem diese dann in ein Oogonium (A) und dessen Stützzelle (α) zerfallen ist, wechseln je zwei unfruchtbare, keine weitere Entwicklung erfahrende Zellen mit je einem Oogonium ab (a_1 α A b_1 β B).

Das Verhalten der Zellinhaltsbestandtheile steht zu dem sich hieraus ergebenden Werthe der einzelnen Zellen in einer leicht zu erkennenden Beziehung. Der Kern des Oogoniums, bezüglich der Eizelle (B), und der der Oogoniummutterzelle (b_2) sind fast von derselben Beschaffenheit wie die Kerne der vegetativen Zellen und mindestens ebenso gross, wenn nicht ein wenig grösser (9—11 μ; s. Fig. 4, 7, 13 u. Fig. 21). Nur scheint es mir, als ob namentlich der Kern der Eizelle, von dem Nucleolus abgesehen, etwas weniger chromatische Substanz enthalte und daher im tingirten Zustande etwas homogener, d. h. weniger körnig aussehe; indessen ist darüber schwer ein sicheres Urtheil abzugeben. Der Gehalt des Oogoniums am Plasma und Chromatophoren ist ein reicher; an Pyrenoiden wurden meist ungefähr zehn gezählt; Stärke ist soviel vorhanden, dass die Oogonien bei der Jodbehandlung völlig schwarz und undurchsichtig werden.

Durch einen ausserordentlich spärlichen Protoplasmagehalt, der sich durch die im vorigen Abschnitte beschriebene Lage des Kerns bei der Zelltheilung erklärt, zeichnen sich dagegen die unteren Schwesterzellen (β und b_1) des Oogoniums bezüglich der Oogoniummutterzelle aus, namentlich die erstere, die Stützzelle (β, Fig. 10), von welcher dieses Verhalten in der Literatur bereits Erwähnung gefunden hat[1]). An Pyrenoiden sind höchstens zwei oder drei in

1) Pringsheim, a. a. O. p. 30. Manche Arten verhalten sich bekanntlich anders.

diesen Zellen vorhanden, und ihre Masse ist unbedeutend; auch der Stärkegehalt ist sehr gering. Besonders aber sind die Kerne dieser beiden Zellen von denen ihrer oberen Schwestern (B bezüglich b_2) wesentlich verschieden. Sie sind viel kleiner, ihr Durchmesser beträgt ungefähr 5—6 μ; ihr Aussehen ist ein stark und dicht, aber gleichmässig körniges, indem die tingirbare Substanz in ziemlich groben Körnern in ihnen vertheilt ist; ein Nucleolus fehlt ihnen regelmässig, höchstens waren in b_1 zweifelhafte Andeutungen eines solchen wahrzunehmen (Fig. 20, β und b_1).

Dieser eigenthümliche Unterschied in der Beschaffenheit der weiblichen Sexualzellen und ihrer unteren Schwestern tritt sofort nach der Beendigung der Karyokinese in die Erscheinung. Ich beobachtete u. a. einen Fall, in welchem der Oogoniumkern, der die Dimensionen 9 : 12 μ hatte, eben in den Zustand der Ruhe eingetreten war, während der nur 4 μ breite und 7 μ lange Stützzellenkern sich fast noch im Knäuelzustande befand. Beide Kerne lagen unmittelbar neben einander; von der zwischen ihnen zur Ausbildung gelangenden Scheidewand war noch nichts zu sehen (Fig. 3). — Es wäre gewiss von Interesse, zu erfahren, ob zwischen den beiden Kernen, die im ruhenden Zustande so bedeutende Unterschiede zeigen, nicht auch schon während der Mitose Verschiedenheiten nachzuweisen sind, etwa in Gestalt einer abweichenden Anzahl und Grösse der Kernfäden, oder ob vielleicht die Karyokinese hier in einer anderen Weise verläuft wie gewöhnlich. Bekanntlich hat Weismann[1]) aus theoretischen Gründen zwei Arten der Karyokinese zu unterscheiden versucht, die er Aequations- und Reductionstheilung nennt; obgleich Beobachtungsthatsachen, welche für das Vorhandensein der Reductionstheilung sprechen, bis jetzt nicht gefunden sind, insbesondere da nicht, wo Weismann sie erwartete, bei der Bildung der Richtungskörperchen, so wird doch die Frage nach einer bereits in der Mitose wahrnehmbaren Verschiedenheit der Tochterkerne durch Fälle, wie der vorliegende, sehr nahe gelegt. Ich habe mich wiederholt bemüht, in den in Theilung begriffenen Oedogoniumkernen die Kernfäden zu zählen und Genaueres über ihre Beschaffenheit zu ermitteln, bin aber leider mit den mir zu Gebote stehenden Hülfsmitteln zu keinem Resultate gekommen; ich glaube aber, dass

1) Weismann, Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena, Gustav Fischer, 1887, p. 42.

man an geeignetem Materiale einer grösseren Oedogoniumart unter Anwendung der leistungsfähigsten Objective der Lösung dieser Aufgabe wohl etwas näher kommen könnte (vergl. Fig. 2).

Aehnlich den zuletzt besprochenen Zellen (b_1 und β) verhält sich auch die mit a_1 bezeichnete Zelle; dagegen hat deren obere Schwester a_2 meist einen reichlicheren Protoplasmainhalt und einen etwas grösseren, weniger dichten und mit Nucleolus versehenen Kern (Fig. 20, a_1 u. a_2). Dies hängt offenbar damit zusammen, dass sie, wenigstens häufig, im Stande ist, einem Oogonium (A) den Ursprung zu geben.

Die Bildung der Antheridien findet so statt, dass von dem oberen Ende der Zellen des männlichen Fadens unter Ringbildung und Mitose des Kerns rasch nach einander meist drei, seltener mehr Zellen abgegliedert werden. Bei der ersten Theilung reisst die Mutterzellwand; der kleinere, obere Theil bildet eine je nach den voraufgegangenen Zelltheilungen mehr oder weniger, meist wenig entwickelte Kappe über der obersten, ältesten Antheridiumzelle, während der grössere untere Theil letztere mit seinem oberen Rande scheidig umfasst (Fig. 5). Bei den folgenden Theilungen wird der Ring unmittelbar unter der Querwand angelegt; die Wand der Mutterzelle reisst nicht wieder ein; sondern der Riss bildet sich, vom inneren Rande der Scheide ausgehend, gerade an der Grenze zwischen der Scheidenzelle und der Antheridiumzelle aus. Indem bei der Streckung des Ringes die ältere Antheridiumzelle aus der Scheide herausgehoben wird und die jüngere an ihre Stelle tritt, wird kein merklicher Theil von der ursprünglichen Mutterzellwand mehr entfernt, und an letzterer sind daher nur in Gestalt einiger Stufen am Innenrande der Scheide die Folgen der wiederholten Theilung zu erkennen (Fig. 5). Der sterile Rest der Mutterzelle tritt also allein als Scheidenzelle auf, nur die oberste Antheridiumzelle hat eine Kappe. Im übrigen sind die Membranen der Antheridiumzellen gleich weit oder die unteren um ein unbedeutendes enger; sie umfassen einander in keiner Weise scheidig, sondern grenzen mit einem einfachen Risse, der an gefärbten Präparaten hell erscheint, an einander. Eine von Ringbildung begleitete Zelltheilung dieser Antheridiumzellen, wie sie Pringsheim[1]) für Oedogonium

1) a. a. O. p. 35 und Taf. I, Fig. 9.

gemelliparum (Oed. Landsboroughi [Hass.] Wittr. β gemelliparum Pringsh.) angiebt, findet bei Oed. Boscii nicht statt, wohl aber zerfällt der Inhalt unter Mitose des Kerns alsbald in zwei Portionen, die meist über einander, häufig aber auch neben einander gelagert und durch eine deutliche Grenze, aber nicht durch eine Membran getrennt sind (Fig. 5). Diese runden sich darauf ab und werden zu Spermatozoiden.

Die Zellen der männlichen Fäden haben einen nur spärlichen Protoplasmainhalt, enthalten aber ziemlich viel Stärke, die bei der Theilung nach oben geführt und zum grossen Theil in die Antheridien aufgenommen wird. Die Kerne sind, obgleich kleiner als in den vegetativen Fäden und in den Oogonien, doch im Vergleiche mit den Dimensionen der Zellen ziemlich gross; die der beiden noch im Antheridium enthaltenen, sowie der freien Spermatozoiden haben 4—5 μ, der noch ungetheilte Antheridiumkern 6—8 μ Durchmesser, noch etwas grösser sind die Kerne der sterilen Zwischenzellen. Besonders fallen sie durch ihre starke Färbung auf. Ein Nucleolus fehlt ihnen zwar, aber das Chromatin bildet ziemliche grosse und dicht gedrängte Körner. In ihrem Aussehen erinnern diese Kerne daher lebhaft an die in den unfruchtbaren Zellen der weiblichen Fäden (Fig. 5; Fig. 20 a_1 b_1 β). Am dichtesten erscheinen die Kerne der Spermatozoiden (Fig. 12); die der sterilen Zwischenzellen sind etwas grösser und lockerer und haben mitunter einen Nucleolus; doch scheint der letztere stets zu fehlen, wenn das letzte Antheridium abgegliedert ist.

Die Kerne der männlichen und weiblichen Sexualzellen zeigen demnach folgende Unterschiede: Der weibliche Kern ist gross, den vegetativen Kernen ähnlich, wenig körnig, aber mit grossem Nucleolus versehen; der männliche Kern ist klein, sehr dicht und stark körnig, ihm fehlt der Nucleolus[1]).

Befruchtung und Kernverschmelzung.

Ueber die Befruchtung von Oedogonium erhielten wir zuerst 1858 durch die treffliche Arbeit Pringsheim's, „Morphologie der

1) Vergl. Zacharias, Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1885, p. LXV. Botan. Ztg. 1887, p. 354 ff.

Oedogonieen", die im Voraufgehenden bereits mehrfach erwähnt wurde, genaue Kunde. Später hat auch L. Juranyi[1]) einen Beitrag zur Kenntniss dieser Erscheinungen geliefert. Wenn wir auch durch diese Untersuchungen, namentlich durch die Pringsheim's, über alle wesentlichen Verhältnisse so unterrichtet sind, dass nur noch wenig hinzuzufügen ist, so fehlen doch noch völlig Beobachtungen über das Verhalten der Zellkerne bei der Befruchtung, da zu jener Zeit die Methoden zum Nachweise dieser Organe noch wenig entwickelt waren, und da die wichtige Rolle des Zellkerns bei der Befruchtung erst später bekannt wurde. Diese Lücke ausfüllen zu helfen, möge das Folgende dienen; ausserdem gelang es, einige Vorgänge beim Oeffnen der Oogonien zu beobachten, über die ich nur bei Wittrock[2]) eine Andeutung finde.

Wenn das junge Oogonium seine definitive Form angenommen hat, so liegt der Protoplasmainhalt der Zellwand noch überall an; im Innern befindet sich eine grosse Vacuole. Alsbald beginnen die Vorbereitungen zur Bildung der Oeffnung im oberen Theile des Oogoniums (Fig. 6 und 7). Einer kleinen elliptischen, mit der grösseren Achse quer gerichteten Wandpartie, die sich nach aussen etwas vorwölbt, wird innen eine ziemlich dicke Lamelle angelagert, welche mit Chlorzinkjod Cellulosereaction zeigt und durch die energische Speicherung des Hämatoxylinfarbstoffes ausgezeichnet ist. In letzterer Beziehung gleicht sie den bei der Zelltheilung entstehenden Ringen. Die Bildung dieser Lamelle geht von einer hellen Protoplasma-Ansammlung aus, die in früheren Stadien sichtbar ist und die man auch nach der Ausbildung der Lamelle noch der letzteren anliegend erkennen kann. Zwischen Wand und Lamelle entsteht ein linsenförmiger Hohlraum, und die erstere reisst alsbald quer zur Fadenrichtung ein. Beides ist vermuthlich die Folge des Aufquellens der der Wand zugekehrten Seite der Lamelle. Die Ränder des Risses rollen sich nach oben und unten etwas auf, und

1) Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. IX, p. 1—35. Taf. I—III.

2) Vergl. hierzu Wittrock, l. c. p. 3: In aliquot generis Oedogonii speciebus haec apertura formam habet pori tenuis, qui in primaria fit oogonii membrana, nulla hujus antecedente ruptione annuliformi. In plerisque, si non in omnibus, harum specierum conspicitur sub illo poro membrana secundaria, quae suo ordine apertura poriformi perforatur.

so entsteht ein Loch in der Membran, das zunächst noch durch das neugebildete Häutchen verschlossen wird.

Während dieser Vorgänge liegt der Zellkern nahe bei dem Orte der Neubildung und Veränderung, aber ohne sich zu theilen, in sichtbarer Weise Substanz abzugeben oder sonst irgend eine wahrnehmbare Veränderung zu erleiden. Im nächsten Stadium hat sich das Plasma zum Ei zusammengezogen, aber noch ist das Oogonium durch die neugebildete Platte verschlossen (Fig. 8 u. 9). Der Kern liegt am oberen Ende des Eies, er zeigt auch jetzt keine Theilung oder dergl.; unter ihm sieht man die wesentlich kleiner gewordene Vacuole. Endlich ist auch die verschliessende Lamelle geschwunden (wahrscheinlich auch durch Aufquellen im Wasser; wenigstens glaube ich nach einem Objecte (Fig. 4 b) dies annehmen zu können), und nun ist den Spermatozoiden der Zugang eröffnet. Die Ausbildung eines Befruchtungsschlauches, wie bei Oedogonium ciliatum (Hass.) Pringsh.[1]), findet also bei der mir vorliegenden Art nicht statt; dagegen dürfte die vor der Oeffnung sich bildende Schicht jenem analog sein. Ich werde in dieser Ansicht durch die Umstände bestärkt, dass es an Chlorzinkjod-präparaten, an welchen die Lamelle übrigens weniger dick erschien als an gefärbten Balsampräparaten, aussah, als ob dieselbe sich in Gestalt einer sehr dünnen Schicht an der Innenwand des Oogoniums fortsetze, und dass ich gelegentlich auch nach Auflösung des verschliessenden Theiles noch Ueberreste der Lamelle, scheinbar von der Wand losgelöst, nachweisen konnte; Pringsheim's Fig. 7, Taf. III, s. p. 50, dürfte einem solchen Stadium entsprechen. Unter den zahlreichen durchgesehenen Objecten habe ich kein einziges gefunden, welches auf die Absonderung und Ausstossung eines Theiles des Eiplasmas beim Oeffnen des Oogoniums schliessen liesse; es ist im Gegentheil, wie schon bemerkt, die verschliessende Lamelle noch vorhanden, wenn der Oogoniuminhalt sich bereits zum Ei zusammengezogen hat. Andere Oedogoniumarten verhalten sich nach den Angaben der Autoren allerdings anders. Nach Pringsheim, p. 48, wölbt sich bei Oed. tumidulum Pringsh. (= urbicum Wittr. Prodromus p. 13), dessen Oogonium sich wie das von Oed. Boscii mit einem Loche öffnet, durch die Oeffnung eine Protoplasmapapille vor,

---

1) Pringsheim, a. a. O. p. 49. Taf. IV, Fig. 3—10.

die später auch das Spermatozoid aufnimmt; doch könnten Pringsheim's Fig. 5, Taf. III und Fig. 2 a, Taf. V immerhin so gedeutet werden, dass die vor der Oeffnung gezeichnete halbmondförmige Figur der, hier vielleicht unter activer Betheiligung des Protoplasmas, hinausgedrängten Verschlusslamelle entspräche. Nach Juranyi[1]) soll aber bei Oed. diplandrum Jur. (= pluviale Nordst. [Wittr. Prodr. p. 19]), dessen Oogonium sich mit Deckel öffnet, wirklich ein Theil des Eiplasmas ausgestossen und aussen aufgelöst werden. Wie sich diese Beobachtung mit meinen Befunden vereinigen lässt, wage ich nicht zu entscheiden.

Für Oedogonium Boscii betrachte ich es als sicher, dass kein Protoplasma aus dem Ei ausgestossen wird, und insbesondere, dass weder durch Mitose noch auf andere sichtbare Weise irgend welche Bestandtheile von dem Eikerne abgeschieden werden. Es kann daher bei dieser Art in den Oeffnungserscheinungen am Oogonium auf keinen Fall ein Analogon zu der Bildung der Richtungskörperchen gesucht werden; ebensowenig tritt im weiteren Verlaufe der Befruchtung bis zur vollendeten Kernverschmelzung etwas Derartiges auf.

Nach den Angaben der Autoren findet sich am oberen Ende der Eier vor[2]) oder erst während[3]) der Befruchtung ein heller Fleck, den man als Keimfleck oder Empfängnissfleck bezeichnet hat. Nach meinen Erfahrungen entsteht derselbe einfach durch Zurückweichen der Chromatophoren, nicht durch Ansammeln einer besonderen Protoplasmamasse (Fig. 4). Da ich die helle Stelle mitunter an sicher befruchteten Eiern sah, und da der eingedrungene Spermakern niemals innerhalb einer solchen besonders ausgeprägten Zone bemerkt wurde, glaube ich dem Empfängnissfleck eine besondere Rolle nicht zuschreiben zu sollen. Es soll damit nicht bestritten sein, dass derselbe in anderen Fällen in ausgeprägterer Weise auftritt[4]).

---

1) Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. IX, p. 9. Taf. I, Fig. 9 u. 10.

2) Pringsheim, a. a. O. p. 47—49. Taf. IV, Fig. 6.

3) Jurányi, a. a. O. p. 17 u. 18. Taf. II, Fig. 9 u. 10.

4) Letzteres gilt für die Characeen, von welchen de Bary einen sehr deutlichen Empfängnissfleck bei Chara foetida abbildet und beschreibt (Monatsberichte der königl. preuss. Akademie der Wissensch. zu Berlin 1871, p. 231 und

Die Verschmelzung des Spermatozoids mit dem Ei erfolgt nach den Angaben Pringsheim's[1]) ausserordentlich rasch. Ich erkläre mir daher, dass ich in dem sehr reichlichen Materiale nicht ein einziges fixirtes Object fand, an welchem der Moment der Verschmelzung festgehalten war[2]). Dagegen waren die weiteren Stadien sehr häufig anzutreffen, in so grossen Mengen, dass ich Oedogonium Boscii als ein sehr geeignetes Demonstrationsobject für Verschmelzung der Zellkerne bei der Befruchtung empfehlen kann. Zunächst ist der Spermakern noch an der Peripherie des Eies nachzuweisen (Fig. 13); dies sind jedenfalls zum Theil solche Fälle, in denen das Eindringen des Spermatozoids im Momente des Einlegens in die fixirende Flüssigkeit stattfand oder eben stattgefunden hatte. Andere Objecte zeigen, dass sich der Spermakern dem Eikerne nähert; letzterer liegt am oberen Ende des Eies, oberhalb der Vacuole, aber um ein merkliches Stück von der Peripherie entfernt (Fig. 14 und 15). Meist schon während dieser Stadien, sicher aber, wenn der Spermakern bis zur Berührung mit dem Eikern vorgeschritten ist, kann man bereits die durch die Einwirkung der Reagentien etwas abgehobene Membran erkennen, die alsbald nach der Befruchtung um das Ei ausgeschieden wird. Bevor der Spermakern in den Eikern aufgenommen wird, vergrössert sich sein Volumen

---

237, Taf., Fig. 4—6). Bei Nitella opaca und flexilis finde ich am oberen Ende des Eies in gewissen Stadien eine scharf begrenzte, von dem Stärkeinhalte sich namentlich durch die starke Färbung mit Tinctionsmitteln deutlich abhebende Plasmaansammlung. Eingehendere Untersuchungen über diesen Gegenstand beschäftigen mich noch; ich glaube aber schon jetzt aus einer Reihe von Gründen den Schluss ziehen zu dürfen, dass diese Ansammlung den umgewandelten Spermakern enthalte, der, frühzeitig aufgenommen, während einer geraumen Zeit der Ausbildung der Sporenfrucht seinen Platz dort inne hat, wo der Empfängnissfleck beschrieben wird, während der Eikern am entgegengesetzten Ende des Eies gelegen ist. Die Gattung Chara scheint sich zwar etwas abweichend, aber im Wesentlichen analog zu verhalten.

1) a. a. O. p. 48 und 52.

2) An dieser Stelle seien zwei abnorme Bildungen erwähnt. In dem ersten Falle schien das Ei schon befruchtet zu sein; ein Spermatozoid sass (innerhalb des Oogoniums) aussen daran, die Hälfte seines Kernes war in das Ei eingedrungen, die andere Hälfte, mit ersterer durch einen dünnen Faden verbunden, war noch draussen. Der zweite Fall war eine Eizelle, die durch die Oogoniumöffnung einen kernhaltigen Fortsatz nach aussen streckte, welcher sammt dem Ei mit einer Membran umgeben war.

etwas (der Durchmesser wächst von reichlich 4 μ auf fast 6 μ), und seine Structur wird in Folge dessen weniger dicht; ein Nucleolus ist auch jetzt nicht in ihm aufzufinden. Nachdem die Verschmelzung der Kerne soeben stattgefunden hat, ist der befruchtete Kern als solcher noch leicht zu erkennen, indem man die chromatischen Elemente des Spermakerns als eine wohl unterscheidbare Gruppe innerhalb des befruchteten Kernes auffinden kann (Fig. 18). Mitunter wird sogar die Gestalt des Kernes zum Verräther, denn die dem Spermakerne angehörige Masse überragt häufig in stärkerer Krümmung die ideale Contour des Kernes (Fig. 16 und 17). Sehr bald aber verschwinden diese Merkmale; das männliche Chromatin vertheilt sich bis zur völligen Unkenntlichkeit (Fig. 19); der Kern des befruchteten Eies ist schliesslich nur wenig stärker körnig als der des unbefruchteten, und nur an dem Vorhandensein der Membran lässt sich die Eizelle dann sicher als befruchtet nachweisen oder erkennen.

Dass das Gebilde, dessen Verschmelzung mit dem Eikern soeben besprochen wurde, wirklich der Spermakern ist, geht aus dem gesamten Verhalten desselben mit völliger Sicherheit hervor. Eine Verwechselung des im Ei befindlichen Spermakerns mit Pyrenoiden ist ausgeschlossen, da letztere bei Oed. Boscii durch Hämatoxylin nur schwach gefärbt werden und auch wesentlich kleiner sind, während ersterer eine ausserordentlich intensive Färbung annimmt. Sodann entspricht auch das Aussehen des eben eingedrungenen Kernes durchaus dem des Kernes der Spermatozoiden. Diese waren zur unmittelbaren Vergleichung leicht bei der Hand, da sehr häufig in die Oogonien mehr als ein Spermatozoid eingedrungen und die nicht zur Verschmelzung gelangten, die den Ausweg nicht wieder gefunden hatten, dann innerhalb der Oogonien fixirt und gefärbt worden waren (Fig. 10); in einem Falle zählte ich ihrer in einem Oogonium nicht weniger als elf. Der Kern liegt in den Spermatozoiden, wie schon Pringsheim[1]) für Oedogonium Landsboroughi β gemelliparum angiebt, am hinteren, dem der Cilien entgegengesetzten Ende (Fig. 12).

Nach erfolgter Kernverschmelzung verlässt der Eikern seine Lage am oberen Ende des Eies; man findet ihn nunmehr in der

1) a. a. O. p. 38. Taf. V, Fig. 10 g.

Mitte, die kleiner gewordene Vacuole meist noch unter ihm. In den ziemlich ausgereiften Zygoten ist die Vacuole nicht mehr zu sehen; diese sind von einer dicken, in Hämatoxylin völlig ungefärbt bleibenden Membran umgeben, an welcher die für die Art Oed. Boscii charakteristischen Längsrippen nachweisbar sind (Fig. 11).

Der Inhalt der Zygoten nimmt jetzt eine sehr starke Färbung an, so dass er dunkelblau erscheint, der Kern ist deutlich zu sehen, mitotische Vorgänge waren an demselben nicht nachzuweisen. Oedogonium Boscii ist insofern für die letzteren Beobachtungen günstig, als die Reifung der Zygoten ziemlich langsam vor sich geht. Völlig reife Zustände, mit veränderter Färbung des Inhalts, waren unter meinem Materiale überhaupt nicht vorhanden.

Andere Arten reifen schneller. Die Untersuchung der Kerne der reifen Zygoten ist mit denselben Schwierigkeiten verknüpft, wie überhaupt bei den reifen Dauerzuständen der Süsswasseralgen. Bei einer kleinen, nicht mehr bestimmbaren Art gelang es indessen, nach Zerknickung der undurchlässigen Membran, durch Phenol-Hämatoxylin den Kern der reifen Zygoten zu färben und nachzuweisen.

Die Eigenthümlichkeiten, welche die Kernverschmelzung bei der Befruchtung von Oedogonium Boscii auszeichnen, seien in folgenden Sätzen zusammengefasst:

1. Die Kernverschmelzung findet bald nach der Aufnahme des Spermatozoids statt.

2. Der Spermakern erleidet nach seinem Eindringen in das Ei ausser einer gewissen Volumenzunahme keine sichtbare Veränderung.

3. Die Kerne haben während der Verschmelzung ungleiche Grösse und Beschaffenheit. Der Eikern ist grösser und befindet sich sicher im Zustande der Ruhe; der kleinere Spermakern zeigt ein von dem gewöhnlichen ruhenden Zustande der Oedogoniumkerne abweichendes Verhalten, ohne dass er indessen als in der Mitose begriffen bezeichnet werden könnte.

4. Der Verschmelzung geht keine Aneinanderlagerung der Kerne voran, sondern sie tritt gleich nach der Berührung derselben ein.

5. Dem Augenscheine nach findet eine vollständige Vermischung der Substanz des Spermakernes mit der des Eikernes statt; wenigstens spricht keine Beobachtungsthatsache dafür, dass

erstere selbständig innerhalb des befruchteten Kernes erhalten bliebe, und das Verhalten der Kernfäden entzieht sich der Beobachtung.

Als meine Beobachtungen über Oedogonium Boscii bereits abgeschlossen waren, erhielt ich durch die Güte des Herrn Verfassers die schon in der Einleitung citirte Arbeit von Chmielevsky, in der sich auch einige Angaben finden, welche die Befruchtung von Oedogonium lundense Wittr. und Oed. stellatum Wittr. betreffen. Soweit mir der Inhalt des russisch geschriebenen Aufsatzes zugänglich geworden ist[1], hat auch Chmielevsky den Spermakern in der Zygote und seine Vergrösserung nach dem Eindringen beobachtet. Die Vereinigung der Kerne selbst, sowie den verschmolzenen Kern innerhalb der reifen Zygote scheint er nicht nachgewiesen zu haben. Abbildungen sind den hierauf bezüglichen Angaben nicht beigegeben.

Zur Frage nach dem Vorkommen von Richtungskörperchen im Pflanzenreiche.

Die Untersuchungen über die Befruchtung von Oedogonium, welche im Vorstehenden mitgetheilt wurden, sind, wie schon oben angedeutet, theilweise mit Rücksicht auf die Frage unternommen worden, ob in den Erscheinungen, welche der Befruchtung vorangehen, irgend welche Analoga zu der Bildung der Richtungskörperchen vorhanden seien. Im Allgemeinen dürfte augenblicklich die Frage nach dem Vorkommen von Richtungskörperchen im Pflanzenreiche verneint werden, trotz Dodel-Port, der im zweiten Theile seiner „Biologischen Fragmente“ zwar in einer ganzen Reihe von Vorgängen im Pflanzenreiche Beziehungen zu diesen Gebilden finden will, aber es unterlässt, den Nachweis zu bringen, dass die als Richtungskörperchen in Anspruch genommenen Massen auch wirklich vom Eikerne abgeschiedene Theile enthalten. Strasburger[2]) giebt

1) Durch die Güte einer hiesigen Dame, der ich die Uebersetzung einiger Bruchstücke des Aufsatzes verdanke.

2) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, Gustav Fischer, 1884, p. 94 u. 100.

zwar die Möglichkeit zu, dass die Bauchkanalzellen der Archegoniaten (und Coniferen) mit den Richtungskörperchen verglichen werden können, ist aber im Uebrigen der Annahme von Richtungskörperchen im Pflanzenreiche wenig geneigt und bestreitet ihr Vorhandensein insbesondere bei den Angiospermen. Maupas dagegen (in der weiter unten zu citirenden Schrift, p. 472) bemüht sich auch bei letzteren, trotz Strasburger's gegentheiliger Ansicht, die der Eibildung voraufgehenden Kerntheilungen im Sinne der Richtungskörperbildung zu deuten. Unter den Thallophyten mit ihren mannigfaltigen Befruchtungserscheinungen sind, soweit bestimmte Untersuchungen vorliegen, kaum Fälle bekannt, die eine Annahme von Richtungskörperchen zuliessen. Nur bei Basidiobolus ranarum könnte man vielleicht die beiden Kerne, welche vor der Conjugation von den Sexualkernen abgeschieden werden [1]), als solche deuten, ferner ist von Oltmanns [2]) auf eine Möglichkeit hingewiesen worden, die „Excretionskörper" der Fucaceen mit den Richtungskörperchen in Beziehung zu bringen. Meine eigenen Beobachtungen an Closterium, Cosmarium, Coleochaete und Oedogonium hatten mich zu der Ansicht geführt, dass Bildungen, welche den Richtungskörperchen unmittelbar vergleichbar sind, bei den Algen wohl nicht vorkommen [3]). Auch J. Behrens [4]) ist wenig geneigt, in dem Ausscheiden eines Plasmatropfens bei der Oeffnung der Oogonien von Vaucheria eine Richtungskörperbildung zu sehen, obgleich dieser Tropfen nach seinen Angaben Kerne enthalten kann.

Die nähere Veranlassung, der Frage nach dem eventuellen Vorkommen von Richtungskörperchen bei den Thallophyten trotzdem nochmals näher zu treten, gab mir die bereits erwähnte (russische) Arbeit Chmielevsky's. Dieser Forscher beschreibt ähnliche Erscheinungen, wie ich sie bei Closterium und Cosmarium gefunden habe, bei Spirogyra; dieselben sollen allerdings nicht bei der Keimung, wo ich danach gesucht hatte [5]), sondern bald nach der

---

1) Eidam in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV.

2) Beiträge zur Kenntniss der Fucaceen. Bibliotheca botanica No. 14. Cassel 1889, p. 91. — Siehe auch Bütschli, Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biol. Centralbl. 1885, p. 5.

3) Studien über Zygoten I, p. 439, Fussnote 5.

4) a. a. O. p. 316.

5) Studien über Zygoten I, p. 433.

Verschmelzung der Kerne innerhalb der Zygoten stattfinden[1]). Der verschmolzene Kern unterliegt nach Chmielevsky zweimal nach einander einer Mitose (vergl. a. a. O. Taf. V, Fig. 23—25), so dass vier Kerne entstehen, die aber nicht, wie bei Closterium und Cosmarium, ungleich, sondern gleich gross sind. Zwei dieser Kerne vereinigen sich dann wieder und bilden den dauernden Kern der Zygote, während die zwei anderen sich durch directe Theilung fragmentiren und schliesslich ganz verschwinden[2]). In diesen letzteren sieht Chmielevsky ein Analogon zu den Richtungskörperchen, er bezeichnet dieselben p. 56 geradezu mit dem deutschen Namen „Richtungskerne".

Nach einer brieflichen Mittheilung von Chmielevsky sollen die durch Fragmentirung der „Richtungskerne" entstehenden Gebilde der Spirogyra-Zygote, die er für Kernkörperchen der sich fragmentirenden Kerne hält, den von mir als Kleinkernen bezeichneten Kernen bei Closterium und Cosmarium sehr ähnlich sein, oder ihnen ganz entsprechen, so dass nach Chmielevsky's Meinung auch die Kleinkerne als Richtungskerne bezeichnet werden müssten. Dieser letzteren Auffassung gegenüber möchte ich zunächst die folgenden Punkte nochmals hervorheben. Nach meinen Beobachtungen gehen die Kleinkerne bei Closterium und Cosmarium direct aus der zweiten Mitose hervor, nicht erst aus dem Zerfalle eines anderen Kernes. Ferner habe ich weder bei Closterium noch bei Cosmarium eine Theilung oder Fragmentirung der Kleinkerne beobachtet, sondern dieselben waren entweder intensiv gefärbt und deutlich als solche vorhanden, oder sie fehlten ganz. Endlich kann auch das zufällige Vorhandensein beider Kleinkerne in einem Keimling (bei Cosmarium) nicht auf Fragmentirung zurückgeführt werden, da dasselbe durch die erst nach der Ausbildung der Kleinkerne eintretende Scheide-

1) Auf welche Weise es Chmielevsky gelungen ist, die Schwierigkeiten der Färbung der Kerne innerhalb der Zygotenhaut zu überwinden, habe ich aus seiner Arbeit bis jetzt nicht entnehmen können. Da es ihm bei Oedogonium nicht gelungen zu sein scheint, den Kern der reifen Zygoten zu färben, so ist vielleicht bei Spirogyra in jenen Stadien die Membran noch nicht völlig undurchlässig (?).

2) Nach Chmielevsky a. a. O. und Botan. Ztg. 1890, p. 773ff. werden in der Zygote, entgegen den früheren Angaben, auch die Chlorophyllbänder der männlichen Zelle aufgelöst, so dass auch hier wahrscheinlich der Zellkern allein die Befruchtung vollzieht und die Chromatophoren der Keime unmittelbar nur von denen der weiblichen Spirogyrazelle abstammen.

wandbildung völlig erklärt wird, und da sich in diesem Falle nicht immer, wie a. a. O. in Fig. 31, beide Kleinkerne in derselben, sondern ebenso häufig in verschiedenen Zellhälften vorfanden. Ich kann daher die Kleinkerne nicht mit Chmielevsky's Kernfragmenten vergleichen, wohl aber können sie zweien der aus der zweimaligen Mitose bei Spirogyra entstandenen Kerne entsprechen. Was später mit ihnen wird, musste ich in meiner Arbeit unentschieden lassen, obgleich es mir aus den daselbst erwähnten Gründen wahrscheinlicher schien, dass sie sich wieder mit den Grosskernen vereinigen. Welches auch ihr Schicksal sei, ob Verschmelzung oder Auflösung, jeder Process müsste mit grosser Schnelligkeit von statten gehen, da die einzelnen fixirten Stadien zeitlich nicht weit auseinander liegen konnten. Ob Auflösung so rasch vor sich gehen kann, erscheint mir zweifelhaft; auch sei hier nochmals an die Objecte erinnert, die nur noch einen Kleinkern enthielten, den zweiten aber bereits verschwunden zeigten, sowie an die eigenthümlichen Verhältnisse der Parthenosporen. Ich möchte daher meine Meinung nicht eher aufgeben, bis das Gegentheil als richtig erwiesen ist. Leider ist geeignetes und reichliches Material von Desmidiaceen-Zygoten nicht leicht zu erhalten, so dass ich bisher noch nicht im Stande war, neue Untersuchungen über diesen Gegenstand in Angriff zu nehmen.

Ein besonderes Interesse gewinnen die erwähnten Beobachtungen Chmielevsky's durch den Umstand, dass bei der Conjugation der Infusorien nach den schönen Arbeiten von Maupas[1]) und R. Hertwig[2]) Verhältnisse vorkommen, an welche erstere lebhaft erinnern. Die wesentlichste Rolle fällt danach bei der Conjugation den sogenannten Nebenkernen zu. Diese theilen sich zunächst in jedem der beiden verbundenen Individuen mitotisch in vier Kerne (bei anderen Arten, die zwei Nebenkerne besitzen, entstehen acht). Davon werden drei (bezüglich sieben) aufgelöst, so dass jederseits ein Kern zurückbleibt. Dieser theilt sich nochmals in zwei Tochterkerne, von welchen je einer, der Wanderkern, in das andere Individuum wandert, um mit dem dort zurückgebliebenen anderen, dem stationären Kerne, zu verschmelzen. Dann erfolgen abermals Mitosen,

1) Archives de zool. expér. et gén. (herausgeg. von Lacaze-Duthiers) Ser. II, Bd. VII, 1889, p. 149—517.

2) Abhandl. d. königl. bayer. Akad. d. Wiss., Bd. XVII, 1889, I. Abtheil., p. 153—233.

welche zur Ausbildung der dauernden Kerne (Haupt- und Nebenkerne) führen, während zugleich die Trennung der vereinigten Individuen vor sich geht.

Die degenerirenden Kerne sind von Maupas (p. 457) und Hertwig mit den Richtungskörperchen verglichen worden. Zur Stütze dieser Vergleichung hebt Maupas besonders hervor, dass nach den Untersuchungen von Blochmann und Platner bei Insecten (Musca vomitoria, Liparis dispar) die Richtungskörperchen nicht als Zellen aus dem Ei abgeschieden werden, sondern dass ihre Kerne sich innerhalb des Eies auflösen. Hertwig hält die Uebereinstimmung zwischen den Reifungsprocessen der Infusorien und denen der Metazoeneier nur für eine physiologische. Beide Erscheinungen sind wahrscheinlich unabhängig von einander entstanden, aber wegen der Aehnlichkeit der physiologischen Bedingungen ähnlich entwickelt. Gemeinsam ist beiden, dass die Geschlechtskerne, „um aus dem Zustande der vegetativen Vermehrung in die geschlechtliche Thätigkeit überzutreten, Veränderungen erleiden, die durch Theilungsprocesse vermittelt werden. Welcher Natur diese Veränderungen sind, bedarf noch der weiteren Prüfung“ (p. 219).

Zieht man die erwähnten Vorgänge bei den Infusorien in Betracht, so ist allerdings der Gedanke nicht ohne weiteres zurückzuweisen, dass die Auflösung der zwei Kerne in der Zygote von Spirogyra ein mit der Abscheidung der Richtungskörperchen aus dem Ei vergleichbarer Process sei, und vielleicht auch das Verschwinden der Kleinkerne von Closterium und Cosmarium, falls deren wirkliche Auflösung nachgewiesen würde. Aber obgleich es erklärlich sein dürfte, dass bei diesen Organismen, die den Metazoen weit ferner stehen als die Infusorien, die Begleiterscheinungen der Befruchtung noch wesentlich andere sind, so bleibt doch eine grosse Schwierigkeit bestehen, welche die Vergleichung von Chmielevsky's „Richtungskernen“ mit den Richtungskörperchen bedenklich erscheinen lässt, der Umstand, dass die Bildung der „Richtungskerne“ erst nach der Verschmelzung der Sexualkerne eintritt. Bei Spirogyra könnte allerdings die zweite Kernverschmelzung als die eigentliche Befruchtung angesehen werden, und dies ist auch die Ansicht Chmielevsky's[1]); welche Bedeutung hätte dann aber die erste?

1) S. das Schema a. a. O. p. 56.

Bei Closterium und Cosmarium wäre jedoch, das Verschwinden der Kleinkerne durch Lösung als richtig angenommen, nur eine Kernverschmelzung vorhanden und die Abscheidung der „Richtungskerne" fände also erst nach der Befruchtung statt. Diese Annahme zu machen, liegt vorläufig kein zwingender Grund vor[1]), und ich will es daher unterlassen, die Consequenzen zu ziehen, welche sich daraus für die Auffassung der Richtungskörperchen ergeben würden[2]). Dagegen halte ich es nicht für überflüssig, darauf zu verweisen, dass bei einigen Infusorien, z. B. Paramecium caudatum, auch nach der Befruchtung Mitosen auftreten, von deren Producten einzelne resorbiert werden[3]). Maupas legt zwar wenig Werth auf diesen Umstand, der ihm nur eine Begleiterscheinung der zur Wiederherstellung des dauernden Zustandes nach der Conjugation führenden Processe ist. Doch ist dies bis jetzt das einzige mir bekannt gewordene Verhältniss, welches eine gewisse morphologische Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei Closterium und Cosmarium zeigt (falls die Kleinkerne resorbirt werden). Noch sei kurz daran erinnert, dass nach Maupas die Fragmente der alten Macronuclei unter Umständen von den neugebildeten verschluckt werden können[4]) und daher die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass bei der von mir vermutheten Verschmelzung der Kleinkerne von Closterium und Cosmarium mit den Grosskernen den ersteren ein ähnliches Schicksal bereitet wird[5]).

Weit eher als bei den Conjugaten können bei Pflanzen mit einer so ausgeprägten Eibefruchtung, wie sie Oedogonium besitzt, Erscheinungen erwartet werden, welche den Richtungskörperchen der

---

1) Ein Umstand spricht auch hier für die Auffassung dieser Vorgänge im Sinne der Richtungskörperbildung, immer vorausgesetzt, dass die Kleinkerne durch Lösung verschwinden; es findet sich nämlich in dem Grosskerne nur $^1/_4$ der chromatischen Substanz, welche die Kerne der Gameten ursprünglich enthielten, wie dies bei den Metazoen und den Infusorien stets der Fall zu sein scheint.

2) Auch bei der Conjugation der Gregarinen sind neuerdings Richtungskörperchen nachgewiesen worden, aber auch hier findet ihre Ausscheidung vor der Vereinigung der Kerne statt; s. Wolters, Archiv für mikr. Anat., Bd. 37, 1891, p. 99 ff.

3) Maupas, a. a. O. p. 185, 439 u. 440.

4) a. a. O. p. 207 u. Taf. XI, Fig. 55 u. 56.

5) Studien über Zygoten I, p. 423, 427 u. Taf. XIV, Fig. 27.

Metazoen entsprechen. Ich glaube jedoch durch die vorstehenden Beobachtungen zur Genüge gezeigt zu haben, dass, wenigstens bei Oedogonium Boscii, von der Ausbildung des Oogoniums an bis zur vollendeten Verschmelzung der Sexualkerne keinerlei sichtbare Abscheidung von Kernsubstanz aus dem Eikern, am allerwenigsten unter mitotischen Vorgängen, stattfindet. Richtungskörperchen im gewöhnlichen Sinne werden also bei Oedogonium Boscii sicher nicht gebildet[1]).

Ebenso wenig scheinen Verhältnisse vorhanden zu sein, welche den bei Closterium und Cosmarium nach der Kernverschmelzung auftretenden Mitosen vergleichbar sind. Ich hatte an vier auf einander folgenden Tagen Material fixirt, und es waren alle möglichen Entwicklungsstadien der Zygoten bis zur Ausbildung einer stark verdickten und bereits deutlich längsgestreiften Membran (freilich noch keine völlig reifen) darin enthalten. Diese zeigten stets deutlich einen einzigen, ruhenden Kern. — Allerdings ist es nicht unmöglich, dass bei der Keimung der Zygoten noch karyokinetische Erscheinungen auftreten, die verwickelter sind, als der blosse Zerfall des Kernes in die Kerne der Schwärmsporen; Untersuchungen über diese Frage müssen noch angestellt werden.

Da echte Richtungskörperchen oder diesen unmittelbar vergleichbare Bildungen bei Oedogonium und sehr wahrscheinlich noch bei anderen Pflanzen mit hoch entwickelten Befruchtungserscheinungen fehlen, so muss man den Schluss ziehen, dass jenen Gebilden nicht die wichtige und unbedingt nothwendige Rolle bei der Befruchtung zukommen kann, welche ihnen von den Zoologen im Allgemeinen beigelegt wird, es sei denn, dass derselbe Zweck noch auf andere Weise erreicht werden könnte. Diese letzte Möglichkeit scheint bei Oedogonium, namentlich Oed. Boscii, nicht ganz ausgeschlossen zu sein. In den weiblichen Fäden dieses Oedogonium ist die sexuelle Differenzirung bereits an den Grossmutterzellen (b) der Oogonien wie oben erörtert wurde, wahrnehmbar. Durch zweimalige Zelltheilung entstehen aus jenen die Oogonien (B) mit ihren Stützzellen (β) und den nächst unteren Fadenzellen (b_1). Da der Oogoniumkern, der spätere Eikern, bis zur Befruchtung keine mito-

---

1) Eine Notiz ähnlichen Inhalts findet sich bereits bei Strasburger, Neue Untersuchungen etc., p. 93.



tischen Veränderungen mehr erleidet, muss man ihn als bereits befruchtungsreif betrachten — durch die noch folgenden histologischen Vorgänge, Oeffnung der Oogonien und Zusammenziehung des Plasmas zum Ei, werden die äusseren Bedingungen für die Befruchtung hergestellt — und die beiden anderen Zellen b_1 und β, die ausser dem Oogonium aus der Eigrossmutterzelle entstehen, könnten als Richtungskörperchen bezeichnet werden.

Beide Zellen enthalten ausser dem Kern nur eine sehr geringe Menge Cytoplasma, und beider Kerne sind keiner weiteren Entwickelung mehr fähig; sie gehen zu Grunde, nachdem ihre Zellen die Oogonien noch eine Zeit lang in Zusammenhang gehalten haben. Das sind zwei fernere Eigenthümlichkeiten, welche sie mit den Richtungskörperchen theilen[1]). Anfangs hatte ich noch auf einen anderen Umstand Gewicht gelegt. Es wurde oben gezeigt, wie ähnlich der Spermakern dem Stützzellenkerne ist; man könnte glauben, dass die durch den letzteren vom Eikerne getrennte Kernmasse durch den Spermakern wieder ersetzt würde. Nach Weismann[2]) soll bei der parthenogenetischen Entwicklung nur ein Richtungskörperchen gebildet werden und das zweite, das sich vom Eikerne nicht trennt, den fehlenden Spermakern ersetzen, was eine gleiche Beschaffenheit oder gleichen Werth dieser beiden Kerne voraussetzt. Durch den von Platner[3]) erbrachten Nachweis, dass bei Liparis dispar auch bei der parthenogenetischen Entwicklung zwei Richtungskörperchen gebildet werden, dürfte dieser Gedanke Weismann's jedoch hinfällig geworden sein[4]).

Trotzdem würden die übrigen Gründe ausreichen, um die Vergleichung der Stützzelle und der nächst unteren Fadenzelle mit den Richtungskörperchen zu rechtfertigen, wenn beide bei allen Oedogoniumarten in derselben Weise ausgebildet wären. Constant vorhanden ist aber nur die Stützzelle, und diese ist durchaus nicht

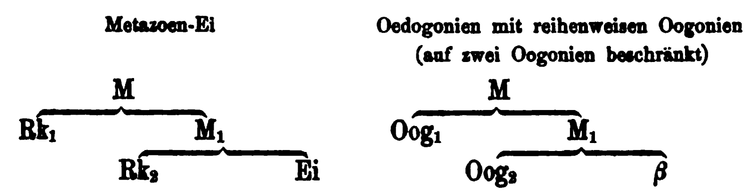
1) Vergl. die von Maupas a. a. O. p. 468 als charakteristisch für die Richtungskörperchen angeführten Merkmale.

2) Zahl der Richtungskörper p. 12.

3) Biolog. Centralbl. VIII, 1888, p. 521.

4) Ueber etwaige Parthenogenesis bei Oedogonium scheint wenig bekannt zu sein, s. Wille in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Theil, 2. Abtheil., p. 110. Es wäre von Interesse, festzustellen, ob dieselbe überhaupt vorkommt und in welcher Weise die Entwickelung und Keimung der Parthenosporen verläuft.

immer so arm an Inhalt, wie bei Oedogonium Boscii und ähnlichen Arten; sie kann sogar so inhaltsreich sein, dass sie nach einiger Zeit einem neuen Oogonium den Ursprung giebt[1]). Der eine Umstand bleibt freilich dennoch bestehen, dass nämlich von der Kernsubstanz, welche in der gemeinsamen Mutterzelle der Stützzelle und der Oogonien enthalten war, ein Theil, nämlich der in der Stützzelle schliesslich zurückbleibende Kern, von der sexuellen Reproduction ausgeschlossen und dem Untergange preisgegeben wird. Derselbe steht in einer ebenso nahen genetischen Beziehung zum Eikern, wie die Richtungskörperchen, und der Gedanke, wenigstens ihn mit letzteren zu vergleichen, ihn mit Maupas' Terminus als noyau de rebut zu bezeichnen, kann nicht ohne Weiteres zurückgewiesen werden, obgleich die morphologischen Verhältnisse, wie ein Blick auf die folgenden Schemata lehrt, hier gerade die umgekehrten sind.



Auch bei der Bildung der Antheridien bleibt in den Stützzellen schliesslich ein steriler Kern zurück, der Rest des Kernes, von welchem die Antheridiumkerne nach einander abgegliedert wurden, während bei der Bildung der Spermatozoiden ebenso wenig wie bei der des Eies eine weitere Ausscheidung von Kernsubstanz stattfindet. Freilich sind auch hier die Verhältnisse wieder sehr mannigfach, und es hat schon Strasburger[2]) auf die Schwierigkeiten hingewiesen, die es hat, den Fuss der Zwergmännchen mit den Richtungskörperchen zu vergleichen. Ich habe nur an die Vorgänge in den männlichen Fäden erinnern wollen, weil bereits verschiedene Vorgänge bei der Spermatogenese mit der Bildung der Richtungs-

---

1) Theoretisch interessant ist der mitunter bei Oedogonium fragile Wittr. und nodulosum Wittr. vorkommende Fall, dass aus der Stützzelle des Oogoniums ein Antheridium abgegliedert wird, welches dann unmittelbar unter ersterem liegt, s. Wittrock a. a. O. Taf. I, Fig. 1 u. 3.

2) Neue Untersuchungen, p. 93.

körperchen in Beziehung gebracht worden sind[1]), und besonders, weil auch bei den Infusorien die Mitosen, welche die Befruchtung vorbereiten, beide Kerne in gleicher Weise betreffen.

Eine morphologische Uebereinstimmung mit den Richtungskörperchen zeigen die Kerne der Stützzellen, wie bereits bemerkt, nicht. Auch die oben erwähnten Vorgänge bei Fucus und Basidiobolus lassen sich mit der Bildung der Richtungskörperchen nur vergleichen, wenn die Zahl der in Betracht kommenden Mitosen nicht unbedingt zwei zu sein braucht. Maupas[2]) hält allerdings die zweimalige Mitose für wesentlich; Hertwig[3]) dagegen hat seine Aeusserungen schon allgemeiner gefasst, und auch bei der Gregarine Monocystis magna wird, wenn ich Wolters[4]) recht verstehe, nur je ein Richtungskörperchen aus jedem der beiden Syzygiten ausgestossen. Dadurch werden freilich die Schwierigkeiten, welche der Auffassung der Stützzellenkerne als Richtungskörperchen entgegenstehen, bedeutend vermindert. Mehr lässt sich jedoch nicht sagen; denn was die Function der Richtungskörperbildung betrifft, so ist das einzige, was mit Sicherheit aus den Beobachtungen hervorzugehen scheint, dass durch dieselbe eine Verminderung der Quantität des Chromatins stattfindet. Ueber etwaige qualitative Veränderungen, welche damit Hand in Hand gehen, bestehen bis jetzt nur Hypothesen. Auch die Weismann'schen Gedanken von der Abscheidung eines Teiles des Ahnenplasmas durch das zweite Richtungskörperchen können nur den Werth einer Hypothese beanspruchen, so unabweisbar ihre Voraussetzungen sein mögen, und so bestechend sie wegen einiger Consequenzen sind. Wenngleich sich daher die Vorgänge bei Oedogonium mit dieser Theorie in Einklang bringen lassen, so ist damit doch nichts zu beweisen. Das Resultat der vorstehenden Betrachtungen kann daher nur so zusammengefasst werden:

---

1) Nach E. van Beneden und Julin (Bull. acad. r. Belg., 1884, 3. Sér. T. 7, p. 324) werden bei Ascaris megalocephala von den „spermatogonies", aus denen später vier Spermatozoiden hervorgehen, die „corpuscules oder globules résiduels" unter Kerntheilungserscheinungen und wahrscheinlich in der Zweizahl abgesondert; die genannten Autoren halten diese Gebilde für Analoga der Richtungskörperchen (globules polaires) der Eier. — Vergl. auch Weismann, a. a. O. p. 62.

2) a. a. O. p. 468.

3) a. a. O. p. 219.

4) a. a. O. p. 109 u. 110.

Eine echte Richtungskörperbildung ist bei Oedogonium nicht vorhanden; dagegen ist der Gedanke nicht unbedingt zurück zu weisen, dass die Stützzellen ein physiologisches Aequivalent der Richtungskörperchen sind.

Beobachtungen über ein in Oedogonium Boscii schmarotzendes Lagenidium.

In einzelnen Fäden des den vorstehenden Untersuchungen zu Grunde liegenden Materials wurden Schmarotzer bemerkt, unter denen namentlich eine Art häufig war, die in die Gattung Lagenidium gehört und die bis jetzt noch nicht beschrieben zu sein scheint. Leider verfügte ich nur noch über fixirtes und gefärbtes Material, als ich den Pilz zu beachten anfing, und ich habe bislang weder den Schmarotzer noch seinen Wirth wieder aufgefunden. Da sich einige interessante Einzelheiten in Bezug auf die Wechselwirkung zwischen dem Pilze und seiner Nährpflanze ergaben, so möchte ich die Bruchstücke seiner Lebensgeschichte, welche ich aus dem fixirten Materiale erschliessen konnte, nicht verloren gehen lassen, und ich werde daher versuchen, durch Beschreibung und einige Abbildungen seine Wiedererkennung zu ermöglichen.

Der Pilz fand sich in den geschlechtlich entwickelten Fäden des Oedogonium Boscii nicht gerade selten, sowohl in männlichen wie in weiblichen, und häufig mehrere Male in demselben Faden. In ungeschlechtlichen Fäden habe ich ihn dagegen nicht bemerkt; wenn daraus auch noch nicht folgt, dass er nicht auch in ungeschlechtlichen Fäden vorkommen kann, so scheint er doch die geschlechtlichen zu bevorzugen.

Er befällt beliebige Zellen des Fadens und stört anfangs die Lebensfunctionen derselben nur wenig. An befallenen Oogonien finden z. B. die oben beschriebenen Oeffnungserscheinungen noch statt. Besonders beachtenswerth erscheint mir der Umstand, dass trotz der Anwesenheit des Pilzes in den Zellen noch Kern- und Zelltheilung vor sich gehen, wobei jedoch die Anlage und Ausbildung der Querwand unterbleibt. Man trifft daher häufig zwei, drei oder selbst vier Zellen von normaler Grösse und meist ziemlich normaler Gestalt, die den Pilz enthalten und in Folge des Fehlens

der Querwände in offener Verbindung mit einander stehen. Dieser Umstand wirft auch ein eigenthümliches Licht auf die Zelltheilungserscheinungen bei Oedogonium. Der Pilz und das Protoplasma des Wirths finden sich in den Syncytien meist nach dem oberen Ende zu, die unterste Zelle erscheint nicht selten leer (Fig. 22 und 23). Die Zahl und Beschaffenheit der Zellkerne ist, falls sich die zerstörende Wirkung des Parasiten noch nicht zu sehr bemerklich macht, die der Zahl und Art der verbundenen Zellen entsprechende. Man findet z. B. einen grösseren und einen kleineren Kern, wenn ein Oogonium und seine Stützzelle zum Syncytium vereinigt sind (Fig. 22), zwei grosse und vier kleine, wenn das letztere aus zwei Fadenzellen und zwei Antheridiumzellen besteht (Fig. 23) u. s. w., jedoch liegen die Kerne dann meist nicht an dem Orte, der ihnen zukommt, sondern häufig zusammen in einer einzigen Zelle. In späteren Stadien wird jedoch das Cytoplasma zugleich mit den Kernen aufgezehrt und es bleibt wenig von ihnen übrig (Fig. 24).

Das Mycel des Pilzes selbst bildet anfangs 3—5 μ dicke, gerade oder unregelmässig hin und her gebogene Fäden, die bald fast perlschnurartig verdickt sind, bald mehr oder weniger unregelmässige seitliche Ausstülpungen zeigen. Es enthält zahlreiche Zellkerne. Sehr bald treten Querwände auf, durch welche die ursprünglich einzelligen Fäden in zahlreiche verschieden gestaltete, entweder runde oder längliche, gebogene oder mit stumpfen Fortsätzen versehene Zellen zerfallen, die seltener perlschnurartig hinter einander liegen, vielmehr meist in Folge der Hin- und Herbiegungen des Mycels unregelmässig über und neben einander gelagert sind, und die schliesslich die Wirthszelle fast ganz anfüllen. Im Vergleiche zu den Fäden erscheinen sie stark angeschwollen; Maasse lassen sich wegen der unregelmässigen Formen schwer angeben, die mittleren Dimensionen der mehr rundlich gestalteten betragen 8—10 μ. Diese Zellen werden zu Sporangien. An einer Stelle, wo sie die Wand der Oedogoniumzelle berühren oder derselben nahe liegen, entsteht ein Entleerungsschlauch, der die Wand durchbohrt und auch ausserhalb derselben noch eine kurze Strecke weit verfolgt werden kann; er ist aber sehr zart und nur schwierig zu sehen. Die Entleerung des Sporangiuminhaltes, der wahrscheinlich in mehrere Schwärmsporen zerfällt, war an dem vorliegenden Materiale nicht fixirt erhalten. — In einigen der durch den Pilz

erzeugten Syncytien konnten alle die genannten Entwicklungsstadien desselben neben einander beobachtet werden. In dem Falle, der in Fig. 24 abgebildet ist, waren in der untersten Zelle noch gerade, wenig verästelte, einzellige Schläuche vorhanden, gegen die zweite Zelle hin und in dieser traten reichliche Verzweigungen und Ausstülpungen, sowie Querwände auf; der obere Theil der zweiten und die dritte Zelle waren ganz mit einem schwer entwirrbaren Haufen von Sporangien erfüllt, die da, wo die beiden obersten Zellen zusammengrenzen, bereits zum Theil entleert waren; ein einzelnes entleertes Sporangium fand sich auch in der untersten Zelle.

Es ist anzunehmen, dass der besprochene Pilz, wie andere Ancylisteen, seine Entwickelung mit der Bildung von Oogonien abschliesst; indessen konnten solche an dem vorhandenen Materiale nicht aufgefunden werden.

Um für den Pilz einen vorläufigen Namen zu haben, schlage ich die Bezeichnung Lagenidium Syncytiorum vor, welche die charakteristische Einwirkung desselben auf die Nährpflanze andeuten soll.

Ausser diesem Lagenidium waren in vereinzelten Zellen noch andere, wesentlich dünnere, verästelte Fäden vorhanden. Wahrscheinlich handelte es sich hier um einen zweiten Schmarotzer, etwa ein Pythium; ein solches hat Herr Prof. Zopf, dem ich für seinen freundlichen Rath zu diesem letzten Abschnitte hierdurch meinen besten Dank ausspreche, in einer ihm eingesandten Probe bemerkt. Ferner fanden sich in einigen Oedogoniumzellen perlschnurartige Reihen grosser, stark abgerundeter und mit deutlicher Membran umgebener Pilzzellen; mitunter hatten auch diese zur Bildung von Syncytien Veranlassung gegeben. Ob es sich hier nur um eine Form des oben beschriebenen Lagenidium oder um einen selbständigen Pilz handelt, muss ich unentschieden lassen.

Bremen, September 1891.

Nach dem Abschlusse meiner Arbeit erschien der Aufsatz von L. Guignard: Nouvelles études sur la fécondation (Ann. sc. nat. VII. sér., t. XIV); ich habe auf die in demselben enthaltenen Resultate, namentlich hinsichtlich der Centralkörper, keine Rücksicht mehr nehmen können.

Figurenerklärung.

Tafel III.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Zeichenspiegel entworfen, die Vergrösserungen sind: Fig. 1—5, 7, 9, 12, 13—21 $\frac{820}{1}$; Fig. 6, 8, 10, 11, 22, 23 $\frac{350}{1}$; Fig. 24 $\frac{640}{1}$.

Oedogonium Boscii (Le Cl.) Wittr.

Fig. 1. Kerntheilung in einer Oogoniummutterzelle oder deren Mutterzelle; Kernplatte.

Fig. 2. Desgl. in einer Oogoniummutterzelle; Tochterstern.

Fig. 3. Desgl.; der obere Tochterkern (Oogoniumkern) gross, ruhend, der untere (Stützzellenkern) klein, noch mehr oder weniger im Knäuelstadium.

Fig. 4 a. Desgl. in der Mutterzelle einer Oogoniummutterzelle. Beide Tochterkerne fertig ausgebildet, zwischen ihnen die junge Scheidewand.

Fig. 4 b. Junges eben geöffnetes Oogonium; in und vor der Oeffnung Schleim, die vermuthlichen Reste der Schliesslamelle. Vergl. Fig. 6—9.

Fig. 5. Antheridium, aus drei von der nur theilweise gezeichneten Mutterzelle nach einander abgegliederten Zellen bestehend. In der obersten sind durch horizontale, in der mittleren durch vertikale Theilung je zwei Spermatozoiden entstanden; der Kern der dritten Antheridiumzelle schickt sich zur mitotischen Theilung an (Knäuelstadium).

Fig. 6. Junges Oogonium, welches sich öffnen will. Entstehung eines Loches in der Wand, und der darunter liegenden Lamelle.

Fig. 7. Theil von Fig. 6 mit der Umgebung der Lochanlage, stärker vergrössert.

Fig. 8. Weiter entwickeltes Oogonium; das Plasma zum Ei zusammengezogen.

Fig. 9. Die Oeffnung mit der darunter liegenden Lamelle, in einem Fig. 8 entsprechenden Stadium. Chlorzinkjodpräparat.

Fig. 10. Theil eines weiblichen Fadens. In dem völlig geöffneten Oogonium B die bereits mit Membran umgebene Zygote mit Eikern und Spermakern, ausserdem ein nicht zur Befruchtung verwendetes Spermatozoid; β die Stützzelle.

Fig. 11. Oogonium mit weiter entwickelter Zygote. Kern in der Mitte, Vacuole verschwunden, Membran bereits längsgestreift.

Fig. 12. Ein Spermatozoid.

Fig. 13. Oberer Theil einer Zygote, den Eikern und den eben eingedrungenen Spermakern zeigend.

Fig. 14 und 15. Der Spermakern nähert sich dem Eikerne bis zur Berührung.

Fig. 16 und 17. Der Spermakern mit dem Eikerne verschmelzend.

Fig. 18. Eikern, in welchem die chromatischen Bestandtheile des Spermakernes noch deutlich zu erkennen sind.

Fig. 19. Eikern nach der Vertheilung der chromatischen Substanz des Spermakernes.

Fig. 20. Kerne der (4) zwischen zwei Oogonien liegenden Zellen eines weiblichen Fadens. Die Buchstaben a_1, a_2, b_1, β entsprechen den im Text p. 242 ff. gebrauchten.

Fig. 21. Kern der unteren Schwesterzelle einer Kappenzelle aus einem vegetativen Faden; vergl. Text p. 242.

Lagenidium Syncytiorum n. sp. ad int., in Oedogonium Boscii schmarotzend.

Fig. 22. Mycel in einem Oogonium, welches durch die Wirkung des Schmarotzers mit seiner Stützzelle in offener Verbindung geblieben ist. Die Kerne beider Zellen noch vorhanden.

Fig. 23. Langgestreckter Mycelschlauch mit Andeutungen von Verzweigung. Duch seine Wirkung sind vier Zellen eines männlichen Fadens, darunter zwei Antheridiumzellen, zu einem Syncytium vereinigt, das zwei grössere und vier kleinere Kerne enthält.

Fig. 24. Dreizelliges, durch den Pilz völlig ausgefülltes Syncytium eines männlichen Fadens, bei a und b die Grenzen der drei Zellen. Unten noch fadenförmiges Mycel, oben Sporangien, die bereits zum Theil durch die nach aussen vorragenden Schläuche entleert sind. Die Zeichnung ist des Raumes wegen in zwei Theile zerlegt worden.

Chaetosphaeridium Pringsheimii,

novum genus et nova species algarum chlorophycearum aquae dulcis.

Von

Dr. H. Klebahn.

Mit Tafel IV.

Anfang September 1890 hatte ich in einem Tümpel hinter der Schule zu Lehesterdeich bei Bremen reichliches Material von Coleochaete pulvinata A. Br. eingesammelt, um daran die Befruchtungsvorgänge dieser Alge zu studiren. Dieselbe wächst dort in grosser Menge, zugleich mit Bulbochaete-, Chaetophora- und anderen Coleochaete-Arten auf den Stengeln von Equisetum limosum L. Bei der Untersuchung des fixirten Materials, die im folgenden Winter vorgenommen wurde, fand sich zwischen den Zweigen der Coleochaete pulvinata, und ausserdem auch dem Thallus einer der Coleochaete scutata Bréb. ähnlichen Form aufsitzend, eine zierliche, aber sehr winzige Alge vor, die in ihren vegetativen Verhältnissen manches Bemerkenswerthe zeigt, und die bisher noch nicht beschrieben ist, obgleich bereits de Brébisson und Pringsheim sie gesehen haben. Ersterer bildet nämlich in Fig. 6, Pl. II seiner Abhandlung „description de deux nouveaux genres d'algues

fluviatiles"[1]) kugelige, borstentragende Zellen ab, welche er für Keimungsstadien der Coleochaete scutata hält; ich betrachte es jedoch als zweifellos, dass dieselben auf die mir vorliegende Alge zu beziehen sind. Auch Pringsheim[2]) hat später diese Zellen vor sich gehabt, da er auf de Brébisson's Abbildung verweist; er verwirft aber die Deutung derselben als Keimungsstadien und betrachtet sie vorläufig als eine siebente Species der Gattung Coleochaete.

Kugelige oder auch halbkugelige borstentragende Zellen (siehe die Abbildungen Taf. IV) sind allerdings der auffälligste Theil dieser Alge, und da sowohl die Borsten wie auch der Zellinhalt ganz ähnlich wie bei Coleochaete beschaffen sind, so lag die Beziehung auf letztere Gattung nahe genug. Jedoch sind die Zellen wesentlich kleiner als bei den meisten Coleochaete-Arten, ihr Durchmesser beträgt nur etwa 10—12 μ; das ist jedenfalls einer der Gründe, weshalb die Alge bisher nicht weiter beachtet worden ist. Im Verhältniss zu der geringen Grösse der Zellen sind die Borsten ausserordentlich lang; ich habe einzelne beobachtet, deren Länge über 200—300 μ betrug. Mitunter ist die Messung mit Schwierigkeiten verknüpft, da nicht selten der grösste Theil der Borste zu einem unentwirrbaren Knäuel zusammengewickelt ist (Fig. 9, s. auch Fig. 14). Ein Hinderniss, welches dieselbe beim Wachsen erfährt, vielleicht durch die Gallerte der Coleochaete pulvinata, scheint die Ursache dieser eigenthümlichen Knäuelung zu sein. Unwillkürlich drängt sich die Frage auf, welches die biologische Bedeutung der Borsten, auch bei Coleochaete, sein mag; soweit ich weiss, ist eine Antwort darauf noch nicht gegeben worden. Am Grunde steckt die Borste, ganz ähnlich wie bei Coleochaete, in einer Scheide, die nach unten hin allmählich etwas dicker wird und mitunter in der Mitte oder oben eine kleine spindelförmige Anschwellung zeigt. Auch die Zellinhaltsbestandtheile erinnern an Coleochaete. Es ist ein grosser flächenförmiger Chlorophyllkörper vorhanden, welcher etwa $^3/_4$ des äquatorialen Umfanges der Zellwand bedeckt; in demselben liegt ein ziemlich grosses Pyrenoid (p in Fig. 1). Der Zellkern ist im Leben nur undeutlich, aber leicht durch Hämatoxylinfärbung zu sehen (n in Fig. 1). Ausserdem enthalten die

1) Ann. sc. nat. III. Sér. Tome I, p. 25.

2) Die Coleochaeteen, p. 36. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, II, 1860,

Zellen mehrere verschieden grosse, glänzende Körperchen oder Tröpfchen, von denen sich die kleineren in den lebenden Zellen in lebhafter Molecularbewegung befinden.

Im einfachsten Falle besteht die Pflanze nur aus einer einzigen der soeben beschriebenen Zellen, die wahrscheinlich einer Schwärmspore ihren Ursprung verdankt (Fig. 1). Meistens aber ist aus dieser ersten Zelle ein kleiner, mehrzelliger Thallus hervorgegangen. Derselbe hat folgende Entwicklungsgeschichte. Die ursprüngliche Zelle theilt sich zunächst in horizontaler Richtung — so werde ich der Uebersichtlichkeit halber im Folgenden die Richtung senkrecht zur Borste nennen, letztere ist senkrecht zu denken — in zwei Tochterzellen (Fig. 2). In diesem Zustande entspricht ihr Aussehen fast ganz dem Bilde, welches Pringsheim[1]) von den jungen Keimpflanzen der Coleochaete scutata giebt. Doch theilt sich nun die untere Zelle zunächst nicht weiter, wie bei Coleochaete, sondern sie beginnt seitlich einen meist horizontalen schlauchartigen Fortsatz zu treiben. Dieser ist anfangs hyalin und enthält ausser dem dünnen, kaum wahrnehmbaren protoplasmatischen Wandbelege nur Zellsaft, in dem mitunter einige glänzende Körner sich bewegen (Fig. 3). Erst wenn der Fortsatz seine volle Länge erreicht hat, wandern der Zellkern und der Chlorophyllkörper in denselben hinein. Das ganze Plasma sammelt sich dann an dem anschwellenden Ende, grenzt sich durch eine Membran ab und bildet eine kugelige Zelle, die durch den völlig entleerten Schlauch mit ihrer Schwester verbunden bleibt (Fig. 4, a und c). Letztere hat nun eine etwa halbkugelige Form. Das eine Ende des leeren Schlauches, dem sie seitlich aufgesetzt erscheint, liegt unter ihr und besitzt auf der von ihr abgewandten, also unteren Seite, so weit die Zellwand der Mutterzelle reichte, meist eine etwas verdickte oder vergallertete Membran, die sich mit Hämatoxylin stärker färbt, als die übrigen Membranen (Fig. 4, bei a). Nach einiger Zeit bildet die neue Zelle gleichfalls eine Borste aus, und nun gleicht sie völlig ihrer ursprünglichen Mutterzelle.

Beide Schwesterzellen, von denen ich der Kürze halber die an ihrem Orte gebliebene als die ältere, die fortgerückte als die jüngere bezeichnen werde, vermögen sich abermals zu theilen. Bei der

1) a. a. O. Taf. II, Fig. 5 a.

Theilung der jüngeren ist alles wie eben beschrieben; indem der Fortsatz meist in derselben Richtung fortwächst, die der bereits vorhandene Schlauch hat, entsteht ein kurzer Faden, der sich aus drei Zellen und zwei dazwischen liegenden leeren Schläuchen zusammensetzt (Fig. 6, 7, aef). Die neuentstandene jüngere Tochterzelle kann sich dann wieder theilen, und so geht es fort (Fig. 7, abcd); doch steigt die Zahl der Zellen eines Fadens selten über fünf oder sechs. Die älteren Schwesterzellen gelangen bald früher, bald später als die jüngeren zur Theilung. Dabei entsteht die Scheidewand ungefähr an derselben Stelle, wo die erste war (Fig. 5, a, 7, e). Die untere Tochterzelle dringt also in den unter ihrer Mutterzelle liegenden leeren Schlauchtheil hinein vor, bleibt aber von ihm durch eine Membran abgegrenzt. Auch sie wächst dann seitlich und meist horizontal, aber in einer anderen Richtung, als der erste Schlauch hatte (Fig. 7, e), mitunter in entgegengesetzter (Fig. 4, ab, ac), zu einem Fortsatze aus, an dessen Ende sich schliesslich ihr Plasma ansammelt, um eine neue, mit senkrechter Borste begabte kugelige Zelle zu bilden. Auf diese Weise kommt eine Verzweigung des Fadens zu Stande (Fig. 7); es bleibt jedoch meist bei ein-, zwei- oder höchstens dreizelligen, selten wieder verästelten Zweigen (Fig. 7, e). Eine gewisse Analogie mit der Verzweigung der als Sympodien bezeichneten Blüthenstände ist in der Wachsthumsweise dieser Alge nicht zu verkennen, namentlich so lange die Fäden einfach bleiben (wie in Fig. 6, von dem später zu erwähnenden, aufwärts gebogenen Schlauche abgesehen).

Der entwickelte Thallus ist also ein ziemlich einfaches, sympodiumähnliches Verzweigungssystem, dessen Knoten durch die kugeligen oder halbkugeligen Zellen gebildet werden, die je eine lange, am Grunde scheidige Borste etwa senkrecht zur Fadenrichtung aussenden, und dessen Internodien leere Zellschläuche sind. Die höchste Zahl von Zellen, welche ich in einem einzigen Thallus beobachtete, war etwa 12, in einem anderen Falle, wo allerdings die Zugehörigkeit aller Zellen zu demselben Systeme zweifelhaft blieb, zählte ich 18.

In vielen Fällen biegt der Schlauch, welcher durch das Auswachsen der unteren Tochterzellen entsteht, gleich an seinem Grunde senkrecht nach oben um, so dass derselbe eine hakenförmige Gestalt annimmt und in seinem oberen Theile der Borste etwa parallel

läuft (Fig. 9). Er besitzt auch in diesem Falle während seiner Ausbildung nur eine dünne, wandständige Plasmaschicht, und der grössere Theil des Protoplasmas, namentlich Zellkern und Chlorophyll, wandert erst in ihn hinein, wenn er fertig ausgebildet ist. Nach der Untersuchung des fixirten Materials glaubte ich schliessen zu müssen, dass der Inhalt dieser hakenförmigen Schläuche der Regel nach als Schwärmspore entleert werde, und zwar aus folgenden Gründen: Erstens war an der überwiegenden Mehrzahl der Objecte der Schlauch leer und oben offen, was ich wegen des häufigen Vorkommens nicht auf eine zufällige Verletzung schieben kann (Fig. 6, 7, 9, 13). Auch war die Wand des Schlauches nach der Oeffnung zu dünner, als ob vor dem Oeffnen eine Ausdehnung des Endtheiles stattgefunden hätte; diese leeren Schläuche erinnerten lebhaft an die offenen Trichogyne von Coleochaete. Zweitens wurden mehrfach Objecte bemerkt, an denen der Zellleib im Momente des Ausschlüpfens abgetödtet zu sein schien (Fig. 10). Derselbe stellte alsdann eine anscheinend nackte Zelle dar, die mit einem schmalen Fortsatze noch im Schlauchende steckte, im Uebrigen aber bereits abgerundet war. Vereinzelt kam es allerdings auch vor, dass am Ende des Schlauches eine vegetative Zelle gebildet war, sei es, dass der letztere in diesem Falle nur den Werth eines gewöhnlichen Fadenschlauches hatte, der sich beim Fortwachsen zufällig nach oben gebogen hatte, sei es, dass die Schwärmspore aus irgend einem Grunde nicht zum Ausschwärmen gelangt und gleich an der Mündung des Sporangiums zu einer neuen Zelle herangewachsen war. Drittens waren gewisse Objecte vorhanden, nach denen es sogar schien, als ob auch die Schwärmerbildung sich an derselben Zelle wiederholen könne. Nicht selten war nämlich die Wand des hakenförmigen Schlauches ziemlich stark verdickt und im unteren Theile sogar zweifellos verdoppelt (Fig. 13); es sah aus, als ob die zweite Schwärmspore sich innerhalb des entleerten Schlauches entwickelt und ihre Membran der des letzteren angelagert habe, wodurch diese verdickt oder auch verdoppelt wurde. Einzelne Fälle, wie Fig. 11 und 12, in denen der neue Schlauch innerhalb des alten bis an dessen Mündung vorgerückt und hier zweifellos von dem Endstücke des letzteren umgeben war, sprachen sehr zu Gunsten dieser Anschauung.

Leider habe ich die Richtigkeit meiner Vermuthung bisher nicht an lebendem Materiale bestätigen können. Der wesentliche

Theil der vorstehenden Beobachtungen war bereits an dem Material von 1890 gewonnen worden, welches gleich beim Einsammeln oder sehr bald nach demselben mit Chromsäure fixirt war. Die einzelnen Entwicklungsstadien, welche ich beobachtet und im Voraufgehenden beschrieben habe, müssen daher genau der Wirklichkeit entsprechen; nur konnte die Deutung, namentlich in Bezug auf die Schwärmsporenbildung, unrichtig sein. Ich verschob daher die weitere Bearbeitung, bis es mir möglich war, frisches Material zu vergleichen. Dies gelang nicht eher als Ende August 1891, wo ich die Alge zuerst vereinzelt antraf. Reichlicher fand ich sie später, Ende September und besonders Ende October. Um diese Zeit war sie in der äussersten Schicht der Gallerte mancher Coleochaete-Polster in grossen Mengen vorhanden. Dennoch erschweren die Kleinheit derselben und ihr Vorkommen innerhalb der Gallerte die Untersuchung sehr; herauspräpariren lässt sie sich kaum, und man kann sie nur gut sehen, wenn man die Gallertmasse zwischen Objectträger und Deckglas aus einander drückt. Culturen im hängenden Tropfen in der feuchten Kammer sind daher nicht möglich. Dagegen gelang es, die Alge eine Woche lang und selbst länger unter dem Deckglase frisch zu erhalten, wenn unten und oben an dasselbe je ein Stück Löschpapier gelegt wurde, von denen das untere in Wasser tauchte. In Folge der Verdunstung des Wassers aus dem oberen kommt alsdann ein Hindurchsaugen von Wasser unter dem Deckglase und damit zugleich eine fortwährende Wassererneuerung zu Stande.

Bei dieser Art der Kultur konnte ich zwar das Wachsthum der Fäden vollständig beobachten und in Bezug auf dieses die Richtigkeit der aus dem fixirten Materiale gezogenen Schlüsse bestätigen, aber es wollte nicht gelingen, Entleerung von Schwärmsporen an den hakenförmig gekrümmten Schläuchen zu sehen. Im Gegentheil, wenn das Protoplasma in diesen bis an das Ende gewandert war, so grenzte es sich jedesmal durch eine Membran ab und bildete daselbst eine Zelle, die auch eine Borste erhielt, wie ich es vereinzelt allerdings auch an dem fixirten Materiale bemerkt hatte (Fig. 14, a, b und c, drei Stadien einer Deckglaskultur, vom 6., 9. und 11. September, die Borste zufällig fast spiralig aufgewickelt). Hieraus folgt nun freilich noch nicht, dass die hakenförmigen Schläuche auch unter normalen Verhältnissen nicht als

Zoosporangien fungiren; doch ist dies immerhin zweifelhaft geworden, und sicher thun sie es nicht immer. Vielleicht passt sich die Alge durch die Zellbildung am Ende der nach oben gebogenen Schläuche den Verhältnissen innerhalb der Coleochaete-Lager an; sie gelangt dadurch wieder an die Oberfläche, wenn die fortwachsenden Zweige der Coleochaete sie überwuchert haben. Trotzdem weist die grosse Zahl der auch unter den lebenden Algen bemerkten, oben offenen Schläuche, in denen auch gar nicht selten schon wieder ein zweiter enthalten war, immer wieder auf Schwärmsporenbildung hin.

Das gesamte Wachsthum der Alge findet, wenigstens bei der angewandten Kulturmethode, recht langsam statt, was übrigens auch mit dem geringen Umfange, den die entwickelten Thallome haben, gut in Einklang steht.

Unter Umständen scheint es auch vorzukommen, dass die leeren Schläuche zwischen den Zellen ganz kurz bleiben. Ich fand nämlich, allerdings nur sehr vereinzelt, Gruppen scheinbar dicht an einander stossender Zellen, die irgend einem Substrat aufsassen und nach der entgegengesetzten Seite sämmtlich ihre Borste ausstreckten (Fig. 8). Die Gestalt und Beschaffenheit der runden Zellen, des Zellinhaltes und der Borste war ganz wie bei der mir vorliegenden Alge, und ich schliesse daraus auf die Zugehörigkeit zu derselben, obgleich ich nicht feststellen konnte, ob die Zellen in derselben Weise, wie bei der gewöhnlichen Form, durch (hier verkürzte) Schläuche mit einander verbunden waren. Möglicherweise ist das ein Vegetationszustand, den die Pflanze annimmt, wenn sie zufällig auf irgend einer Unterlage im freien Wasser wächst[1]), während sie in der vorher beschriebenen Weise vegetirt, wenn sie sich innerhalb der Gallerte von Coleochaete pulvinata befindet. Letztere, namentlich die äusseren Schichten, scheint ihr eigentliches Heim zu sein; hier fand ich sie, wie schon bemerkt, im October 1891 in grosser Menge und in der Mehrzahl der untersuchten Polster, aber stets nur in der normalen Form mit langen Schläuchen. Ob die Alge die Gallerte von Coleochaete nur als schützende Hülle benutzt, oder ob sie derselben auch Nahrung entzieht, wie es Chaetonema

1) Ein einziges Mal glaube ich eine derartige Gruppe auch auf einem Antheridium der Chara delicatula Ag. von Stenum (bei Delmenhorst, Grh. Oldenburg) aufsitzend gesehen zu haben, doch kann ich die Zugehörigkeit zu der beschriebenen Alge nicht mit voller Bestimmtheit behaupten.

Nowak.[1]) thun soll, mag zunächst unentschieden bleiben. Es schien mir allerdings, als ob sich die Algen unter Deckglas besser hielten, wenn grössere Mengen von Coleochaete dabei waren, als wenn dies nicht der Fall war, was immerhin auf eine günstige Wirkung der Gallerte schliessen liesse.

Aber auch bei den innerhalb der Gallerte wachsenden Individuen sind mancherlei Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Schläuche und mitunter auch der Zellen selbst wahrzunehmen, die hier nicht im Einzelnen geschildert werden sollen. Hervorheben will ich nur, dass hier und da, wenngleich sehr selten, sich zwei Borsten an einer Zelle entwickeln, und dass mitunter der gesamte Inhalt einer Zelle, ohne sich zu theilen, unter Schlauchbildung auswandert und in einiger Entfernung zu einer neuen Zelle wird. Ein paar Fälle, in denen dies wiederholt und in eigenthümlicher Weise stattgefunden hat, sind in Fig. 15 und 16 abgebildet. Alles dies weist darauf hin, dass die Alge auf äussere Einflüsse leicht zu reagiren und sich den wechselnden Verhältnissen anzupassen scheint.

Ueber die Art und Weise, wie die Alge überwintert und sich im nächsten Sommer regenerirt, vermag ich noch nichts anzugeben; äussere Verhältnisse hinderten mich, dieselbe im November an ihrem Fundorte aufzusuchen und die Beobachtungen fortzusetzen.

So sehr die vorstehenden Angaben daher noch der Vervollständigung durch weitere Untersuchungen bedürfen, so scheint mir doch schon jetzt aus dem Festgestellten zweifellos hervorzugehen, dass die besprochene Alge sich in keiner der bisher beschriebenen Gattungen unterbringen lässt. Ich betrachte sie deshalb als Vertreter einer neuen Gattung, die ich Chaetosphaeridium nenne; die Art möge Pringsheimii heissen, dem Forscher zu Ehren, dessen Arbeiten die wesentlichste Grundlage unserer Kenntnisse über die verwandten Coleochaetaceen und zahlreiche andere Gebiete der Algen bilden, und der auch die vorliegende Alge zuerst als eine selbstständige Art erkannt hat.

---

1) Nowakowski in Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. II, p. 75.

Chaetosphaeridium Pringsheimii,

nov. gen. et nov. spec.

Thallus microscopicus, epiphyticus, repens vel scandens, pluricellularis; cellulae globosae vel hemisphaericae, seta vaginata (coleochaetoidea) longissima super praeditae, utriculis cylindraceis contentu vacuis interpositis in filamenta brevia subramosa conjunctae, nucleis, chlorophoris pyrenoideisque singulis. Incrementum ramificatioque filamentorum divisione cellularum horizontali fiunt, cellulis filiis inferioribus lateraliter in utriculum cylindraceum subinde vacuum excrescentibus et in extrema parte ejus in cellulam globosam mox setigeram se mutantibus.

Propagatio vegetativa zoosporis ex inferiori cellulae divisae parte singulatim ortis, per utriculos uncinate-ascendentes dimissis fieri videtur (?); zoosporas earumque dimissionem non vidi. — Generatio sexualis ignota.

Diam. cell. 9—12 μ, long. vaginae setarum 13—18 μ, long. set. 200—300 μ vel major, crass. utric. 3—5 μ, long. 2—6-plo major.

Habitat in pulvinis Coleochaetes pulvinatae A. Br. et thallo Coleochaetes scutatae Bréb. vel speciei simillimae adhaerens in palude pagi „Lehesterdeich" prope Bremam Germaniae, mensibus August. — Nov.

Die vielfachen Beziehungen, welche die neue Gattung Chaetosphaeridium durch die Beschaffenheit der Borsten, des Inhaltes der Zellen und die ersten Entwicklungsstadien zu Coleochaete zeigt, sind im Voraufgehenden bereits hervorgehoben worden. Es entsteht dadurch die Frage, ob es gerechtfertigt sei, Chaetosphaeridium in die Familie der Coleochaetaceen zu stellen. Die Umgrenzung dieser, sowie auch der nächst verwandten Algengruppen ist jedoch selbst in den neuesten systematischen Schriften noch eine so schwankende, dass es kaum möglich ist, eine bestimmte Antwort auf jene Frage zu geben. Hansgirg rechnet im Prodromus der Algenflora von

Böhmen[1]) 1886, p. 40 ausser Coleochaete Bréb. noch Herposteiron repens (A. Br.) Wittr. zu den Coleochaetaceen. Es ist damit die Alge gemeint, welche Berthold[2]) als Aphanochaete repens beschrieben hat. Später hat Hansgirg[3]) die Gattung Aphanochaete Berth. non A. Br. mit der Art A. repens Berth. non A. Br. von Herposteiron Näg. (syn. Aphanochaete A. Br. non Berth.) mit der Art H. repens (A. Br.) Wittr. (= H. confervicolum Näg.)[4]) unterschieden; er giebt eine Anzahl von Gründen an, wesswegen Aphanochaete Berth. zu den Coleochaetaceen, Herposteiron Näg. zu den Chaetophoraceen zu stellen sei. Auch Chaetopeltis Berth.[5]) (incl. Chromopeltis Reinsch et Phyllactidium Kütz. ex p.) rechnet Hansgirg[6]) an dieser Stelle zu den Coleochaetaceen, sowie als zweifelhaft Ochlochaete Thw., Acrochaete Pringsh., die sich auch nach Pringsheim[7]) an die Coleochaetaceen anschliesst, Bolbocoleon Pringsh., die nach Pringsheim[7]) zwischen den Coleochaetaceen und Bulbochaete Ag. vermittelt, und Phaeophila Hauck. Etwas später erklärt Hansgirg[8]) im Anschluss an Möbius[9]) die Zuordnung von Chaetopeltis Berth. zu den Chaetophoraceen für zulässig Nach dem letztgenannten Autor soll nämlich Chaetopeltis mit Phycopeltis Millard., Mycoidea Cunningh. und Phyllactidium Möb. eine besondere, den Chaetophoraceen nahestehende Gruppe bilden.

1) Archiv für naturwissenschaftl. Landesdurchforschung von Böhmen, V. Bd. No. 6 und VI. Bd. No. 6. Vergl. auch p. 218, wo Hansgirg eine abweichende Ansicht ausspricht, und p. 258.

2) Verzweigung einiger Süsswasseralgen. Nova acta, Bd. 40, p. 214.

3) Flora 1888, No. 14 und 15, p. 211—223.

4) Vergl. De-Toni, Sylloge Algarum, Vol. I, p. 181.

5) Der Name Chaetopeltis ist allerdings, wie G. v. Lagerheim (La Nuova Notarisia, 1890, p. 226) hervorhebt, unpassend, da diese Alge keine Borsten hat; er ist aber nicht das einzige Beispiel unpassend gewählter Benennungen, und ich kann mich daher mit dem Vorschlage Lagerheim's, sie Bertholdia Lagerh. zu nennen und die Bertholdia Schmitz in Schmitzia Lagerh. umzuwandeln, nicht befreunden, weil dadurch die Synonymie unnöthigerweise vermehrt wird. Da über das Wesen von Chaetopeltis die Acten noch nicht geschlossen sind, mag man den Namen vorläufig beibehalten (oder dafür Bertholdiella setzen, falls geändert werden muss). Bertholdia Schmitz zu verändern liegt durchaus kein Grund vor.

6) a. a. O. p. 221.

7) Abhandl. der Königl. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1862, p. 1.

8) Flora 1888, No. 33, p. 504.

9) Berichte der Deutschen Botan. Gesellsch., VI, 1888, p. 247.

De Toni[1]) hat sich der Unterscheidung von Aphanochaete Berth. (setis coleochaetoideis, i. e. vaginatis et inarticulatis) und Herposteiron Näg. (setis chaetophoroideis, i. e. articulatis non vaginatis) angeschlossen, stellt aber wegen des Fehlens der Oogonien beide Gattungen, Aphanochaete allerdings mit einem Fragezeichen, sowie auch Ochlochaete, Acrochaete, Bolbocoleon und Phaeophila zu den Chaetophoraceen, die Gattung Chaetopeltis Berth. belässt er dagegen, allerdings auch als zweifelhaft, als einzige Gattung ausser Coleochaete bei den Coleochaetaceen. Wille[2]) beschränkt die Familie der Coleochaetaceen auf die Gattung Coleochaete, stellt Aphanochaete Berth., Herposteiron Näg., sowie Acrochaete, Bolbocoleon, Phaeophila und als unsichere Gattung Ochlochaete zu den Chaetophoraceen, Chaetopeltis mit Pringsheimia Reinke, Phycopeltis Mill., Dermatophyton Peter und Mycoidea Cunningh.[3]) zu der von Hansgirg aufgestellten Familie Mycoideaceae. Nachdem neuerdings Karsten[4]) Mycoidea parasitica Cunningh. als Cephaleuros Mycoidea Karst.[5]) und Phycopeltis Millard. zu den Chroolepideen gestellt hat, dürfte die Familie Mycoideaceae (van Tieghem) Hansg. in der Umgrenzung De-Toni's aufzuheben sein. Von den Gattungen, welche Wille dazu rechnet, sind Pringsheimia und Dermatophyton bereits von De-Toni[6]) bei den Ulvaceen untergebracht worden; auch Reinke[7]) stellt Pringsheimia zu den Ulvaceen. Was dagegen Chaetopeltis betrifft, so muss diese Gattung entweder ihren Platz unter den Coleochaetaceen behalten, oder sie muss auch zu den Ulvaceen gestellt werden. Da die Entwicklung von Chaetopeltis nur unvollständig bekannt ist, so kann hierüber nicht entschieden werden;

---

1) Sylloge Algarum, Vol. I, p. 177—213, 7—12.

2) In Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, I. Theil, 2. Abth., p. 114, 94—96, 100, 103—105.

3) Mycoidea Cunningh. incl. Phyllactidium tropicum Möb. = Hansgirgia flabelligera De-Toni. Letztere Alge ist nach De-Toni Vertreter einer besonderen Familie, Hansgirgiaceae.

4) Ann. du Jardin-Botanique de Buitenzorg, Vol. X, p. 1—66.

5) Es ist bereits der Name Cephaleuros virescens Kunze vorhanden, siehe de Wildemann, Notarisia V, 1890, p. 953, nach Möbius, Notarisia VI, 1891, p. 1230 u. 1294.

6) a. a. O. p. 148 u. 149.

7) Algenflora der westl. Ostsee, p. 81; im VI. Bericht der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere. Kiel 1889.

auch ist die Zusammengehörigkeit der beiden bekannten Arten in Frage gestellt worden [1]). Die Umgrenzung der Familie der Coleochaetaceen ist daher augenblicklich kaum mit Sicherheit festzustellen. Zieht man die Gattung Chaetopeltis, bei der nach Möbius Schwärmercopulation vorkommt (und daher wohl sicher keine Ooogonbefruchtung, da zwei Arten sexueller Vermehrung bei derselben Pflanze bis jetzt noch in keinem Falle bekannt sind) zu dieser Familie, so wird dadurch der Charakter der letzteren so erweitert, dass man mit Hansgirg mindestens Aphanochaete, vielleicht auch Acrochaete dazu rechnen kann. Dann würde sich auch Chaetosphaeridium am besten den Coleochaetaceen anreihen.

Von den übrigen Algengruppen kann für die Einordnung des Chaetosphaeridium nur die der Chaetophoraceen in Betracht kommen; auch macht es bei dem Umfange, welchen die letztere z. B. bei De-Toni [2]) und Wille [3]) erhalten hat, keine Schwierigkeiten, Chaetosphaeridium in dieselbe zu stellen. Aber es ist nicht zu leugnen, dass die Chaetophoraceen in dieser weiten Fassung eine ziemlich bunt gemischte Gesellschaft sind. Mit den typischen Vertretern der Gruppe, Chaetophora Schrank, Draparnaldia Bory, Stigeoclonium Kütz. hat Chaetosphaeridium kaum etwas zu thun, obgleich es durch das Vorhandensein eines einzigen Chlorophors mit einem Pyrenoid in den Zellen mit ihnen übereinstimmt, und ebensowenig mit denjenigen Gattungen, welche Hansgirg [4]) unter dem Namen Entocladiaceen zusammen zu fassen versucht hat, nämlich Periplegmatium Kütz. = Endoderma Lagerh. = Entocladia Reinke, Endoclonium Szym., Chaetonema Nowak. und Bolbocoleon Pringsh., jedoch mit Ausnahme der letztgenannten. Diese Gattung nämlich hat gleichfalls coleochaetoide Borsten und zeigt auch sonst einige äussere, wenngleich nicht entwicklungsgeschichtlich zu begründende Aehnlichkeiten mit Chaetosphaeridium; namentlich erinnern die den Fadenzellen aufsitzenden zwiebelartigen Borstenzellen des Bolbocoleon

1) Reinke hält es a. a. O. p. 82 für möglich, dass Chaetopeltis minor eine Art von Pringsheimia sei. Auch wirft er die Frage auf, ob Chaetopeltis orbicularis nicht vielleicht identisch sei mit Kützing's Phyllactidium pulchellum, von dem allerdings Niemand recht zu wissen scheint, was es ist.

2) Sylloge, p. 178.

3) a. a. O. p. 91 u. 92.

4) Flora 1888, No. 33, p. 503.

an die den leeren Schläuchen aufsitzenden halbkugeligen borstentragenden Zellen des Chaetosphaeridium [1]). Mit dem jüngst von Möbius [2]) beschriebenen Bolbocoleon (?) endophytum hat dagegen Chaetosphaeridium kaum etwas gemeinsam. Es scheint mir überhaupt, dass auch die Entocladiaceen keine sehr natürliche Gruppe sind [3]); doch liegt die Erörterung dieses Gegenstandes mir zu fern.

Unter den übrigen Gattungen der Chaetophoraceen haben besonders Acrochaete Pringsh., ferner Aphanochaete Berth. [4]) und vielleicht auch Phaeophila Hauck [5]) und Ochlochaete Thw. [5]) die coleochaeteartigen Borsten mit Chaetosphaeridium gemein, Aphanochaete stimmt auch in der Zahl der Chlorophoren und Pyrenoide mit ihm überein, Acrochaete unterscheidet sich durch die grössere Zahl der Pyrenoide [6]). Weitere Beziehungen zu diesen Gattungen fehlen jedoch, soweit es sich bis jetzt übersehen lässt.

Neuerdings ist von Knut-Bohlin [7]) eine eigenthümliche Alge, Myxochaete barbata, beschrieben worden, die Herposteiron, Aphanochaete und besonders Chaetopeltis nahe stehen soll. Sie besitzt einen flächenförmigen Thallus und zeichnet sich dadurch aus, dass von der Gallerthülle, ähnlich wie bei Gloeochaete Wittrockiana Lagerh., Schleimhaare ausgehen, deren je zwei auf eine Zelle kommen. Die Zellen enthalten einen Chlorophyllkörper, Pyrenoide fehlen, das Assimilationsproduct ist ölartig. Diese Angaben dürften genügen, um zu zeigen, dass Chaetosphaeridium der Myxochaete weit ferner steht, als den vorher genannten Algen.

---

1) Vergl. a. a. O. Pringsheim's Fig. 1, Taf. I mit meinen Fig. 4, 5, 6 u. a.

2) Conspectus algarum endophytarum. Notarisia VI, 1891, p. 1292 und Biolog. Centralblatt XI, 1891, p. 547.

3) Insbesondere wenn man mit De-Toni (a. a. O. p. 178, Fussnote) noch Ochlochaete, Acrochaete und Phaeophila dazu rechnet.

4) Ob bei der sehr abweichenden Aphanochaete polytricha Nordst. die Borsten coleochaeteartig sind, geht aus Nordstedt's Angaben (Kgl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar Bd. 22, No. 8, p. 16) nicht mit Sicherheit hervor.

5) Auch bei diesen beiden Gattungen ist mir aus den Angaben in der Literatur nicht völlig klar geworden, ob die Borsten wirklich ganz wie bei Coleochaete gebaut sind.

6) Nach Wille, a. a. O. p. 95.

7) Bihang till k. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 15, Afd. III, No. 4 mit Abbildungen).

Ueberhaupt sind zwei Erscheinungen im Verhalten von Chaetosphaeridium, soviel ich weiss, ziemlich ohne Analogie, nämlich das jedesmal durch die untere von zwei Tochterzellen bewirkte sympodiale Längenwachsthum der Fäden und das Fortwandern des Plasmas in der langgestreckten Zelle, unter Zurücklassung eines leeren Schlauches. Eine gewisse Aehnlichkeit mit Oedogonium ist allerdings hierin nicht zu verkennen, indem auch bei letzterer Alge von einer Zelle, die innerhalb ihrer Membran verbleibt und immer wieder Mutterzelle wird, nach einander Tochterzellen abgegliedert werden, die darauf eine fortschreitende Bewegung durchmachen und sich später selbst wie ihre Mutterzellen verhalten; doch ist bei Oedogonium die fortrückende Zelle die morphologisch obere. — Auf alle Fälle nimmt die Gattung Chaetosphaeridium eine sehr selbständige Stellung ein, und es erscheint nicht ausgeschlossen, dass sie wegen ihrer Wachsthumsverhältnisse als Vertreter einer besonderen Gruppe (Chaetosphaeridiaceae) aufgefasst werden muss, die zwischen Coleochaetaceen und Chaetophoraceen einzuschalten wäre. Bevor jedoch nicht die vollständige Entwicklung derselben bekannt ist, mag sie in der Gruppe der Chaetophoraceen, in der Nähe von Acrochaete, Bolbocoleon und Aphanochaete, ihren vorläufigen Platz finden.

Ich glaube annehmen zu dürfen, dass Chaetosphaeridium Pringsheimii nicht selten ist, sondern dass es in Begleitung von Coleochaete häufig auftritt und nur bisher übersehen wurde. Aus diesem Grunde ist auch zu hoffen, dass in nicht allzu langer Zeit die Lücken, welche die Lebensgeschichte desselben noch aufweist, ausgefüllt sein werden.

Bremen, im November 1891.

Figurenerklärung.

Tafel IV.

Chaetosphaeridium Pringsheimii.

Fig. 1. Einzelliges Individuum, n Zellkern, p Pyrenoid. (Vergr. 824.)

Fig. 2. Theilung eines ebensolchen in zwei Tochterzellen. Aehnelt einer zweizelligen Keimpflanze von Coleochaete scutata Bréb. (824).

Fig. 3. Die untere Tochterzelle treibt einen seitlichen Fortsatz (824).

Fig. 4. Dreizelliger fadenförmiger Thallus, aus der mittleren Zelle hervorgegangen; die jüngste Zelle (rechts) noch ohne Borste (640).

Fig. 5. Ein ebensolcher Thallus; die mittlere Zelle hat sich abermals getheilt (640).

Fig. 6. Dreizelliger Thallus, dessen Bildung von der untersten Zelle ausgegangen ist, mit Zweigen von Coleochaete pulvinata A. Br., denen er aufsitzt, gezeichnet, um zugleich das Vorkommen und die Grössenverhältnisse zu zeigen (354).

Fig. 7. Achtzelliger verzweigter Thallus, wahrscheinlich von der obersten Zelle (a) aus entwickelt. Die sehr langen Haare sind selbst in dieser und der folgenden Figur nur zum Theil gezeichnet (824).

Fig. 8. Siebenzelliger Thallus mit unentwickelten Schläuchen (640). Vergl. Text p. 274.

Fig. 9. Die Tochterzelle der Zelle rechts bildet sich zu einem hakenförmig aufwärts gekrümmten Sporangium (?) aus, das unter der linken Zelle ist bereits entleert. Die Borsten sind zusammengeknäuelt. Vergl. Text p. 272 (824).

Fig. 10. Ausschlüpfende Schwärmspore (?); nach fixirtem Material (824).

Fig. 11. Ein zweiter Sporangiumschlauch (?) entwickelt sich innerhalb des entleerten (824).

Fig. 12. Ein ähnlicher Fall; der neue Schlauch ragt aus dem alten, von dessen Mündung er umgeben ist, hervor. (700, besonders grosses Exemplar.)

Fig. 13. Der zweite, bereits gleichfalls entleerte Schlauch hat unten eine eigene, von der des ersteren getrennte Membran gebildet (824).

Fig. 14. Ein unter Deckglas cultivirtes Exemplar in drei auf einander folgenden Stadien, a am 6. September 1891, b am 9. September, c am 11. September gezeichnet. Statt der erwarteten Schwärmsporen bildeten sich Zellen an den Enden der Schläuche aus. Die Borste hatte sich fast spiralig aufgerollt (640).

Fig. 15. Eine Zelle, die zweimal unter Schlauchbildung aus ihrer Membran ausgewandert ist (640).

Fig. 16. Eine dreimal ausgewanderte Zelle; die beiden letzten Male ist die neugebildete Membran rückwärts in die alte hinein vorgeschoben (640).

Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen.

Von

Dr. W. Höveler.

Mit Tafel V und VI.

I. Einleitung.

Ueber die Aufnahme der Nährstoffe, sowie deren Werth für die Pflanzen haben zu verschiedenen Zeiten sehr von einander abweichende Ansichten geherrscht. Die zuerst von Aristoteles aufgestellte Lehre, wonach die Pflanzen alle Nahrung im Boden in einer solchen Form vorgebildet finden, dass sie dieselbe nur aufzunehmen brauchen, war viele Jahrhunderte allgemein anerkannt. Zu jenen Zeiten, als man sich mit derartigen Fragen nicht weiter befasste, erschien es ja auch ganz natürlich. Man säte das Samenkorn aus, es wuchs, trieb Blätter und Blüthen und brachte Früchte. Von einer Nahrungsaufnahme merkte man absolut nichts. Johann Baptist van Helmont, 1774 zu Brüssel geboren, war der erste, welcher durch einen sehr einfachen Versuch das Unhaltbare der Aristotelischen Lehre nachwies. Van Helmont liess eine Weide fünf Jahre lang in einem Topfe mit genau 200 Pfund Erde wachsen und fand, dass die Erde in dieser Zeit nur zwei Unzen (= 60 g) verloren hatte, während die Weide ein Gewicht von 164 Pfund

angesammelt hatte. Wenngleich van Helmont noch den Fehler beging, das Wasser, womit die Pflanze begossen worden war, als das alleinige Nahrungsmittel zu betrachten, aus dem die ganze Stoffansammlung der Weide stammte, so hatte er doch zum ersten Mal den Weg des Experimentes beschritten und die Lehre des Aristoteles widerlegt. Inzwischen hatte die Wissenschaft wieder einen bedeutenden Fortschritt gemacht. Durch die epochemachende Entdeckung des Holländers Jan Ingenhouss im Jahre 1779 hatte man einen Körper kennen gelernt, der zum Aufbau des Pflanzenorganismus von höchster Bedeutung ist. Ingenhouss hatte nämlich beobachtet, dass die grünen Blätter im Sonnenlichte Sauerstoff ausscheiden. Dem Scharfsinn Ingenhouss' war es schon damals gelungen, für diese Erscheinung die richtige Erklärung zu finden, dass nämlich die Kohlensäure der Luft von den grünen Pflanzentheilen zersetzt werde, trotzdem der grosse Reformator der Chemie Lavoisier den Kohlensäuregehalt der Luft noch läugnete.

Zu Anfang dieses Jahrhunderts waren es hauptsächlich H. Davy und Saussure, welche immer noch an der alten Lehre in sofern festhielten, als sie die Humussubstanzen für ein ebenso wichtiges Pflanzennahrungsmittel hielten als die Kohlensäure der Luft. Saussure hielt diese Ansicht bis zu seinem Lebensende aufrecht, was um so mehr zu verwundern ist, als gerade er es war, der durch seine genialen Untersuchungen die Entdeckungen Ingenhouss' fester begründete. H. Davy[1]) sprach sich über die Wirkung des Humus folgendermassen aus: „Wenn Pflanzen im Boden wachsen, dem es an todter organischer Substanz gebricht, so bleiben sie dürftig und ihre Holzfaser bekommt einen Ueberschuss an Erden."

Von landwirthschaftlicher Seite war es hauptsächlich Thaer, der die nach ihm benannte Humustheorie, welche im Humus das hauptsächlichste Nahrungsmittel der Pflanzen erkennt, zur Geltung brachte. Die Humustheorie stand lange in grossem Ansehen, bis ihr von Liebig der Todesstoss versetzt wurde. Liebig war es, welcher zuerst den Werth der Mineralbestandtheile für die Ernährung der Pflanzen erkannte und seine Lehre durch Versuche fester begründete.

---

1) H. Davy, Elemente der Agriculturchemie. Deutsch 1814. p. 296.

Die Humustheorie war so tief eingebürgert, dass Liebig's[1]) bedeutendes Werk eine wahre Sturmfluth von Streitschriften entfesselte.

Auch Saussure[2]) war ein Gegner Liebig's und sprach sich folgendermassen aus: „Herr Liebig, der nur dem Ammoniak oder seinen Salzen mit Salpetersäure die Uebertragung des Stickstoffs auf die Pflanze zuschreibt, sagt, dass dasselbe immer im destillirten Wasser enthalten sei. Wir werden die Nützlichkeit des Ammoniaks als Bestandtheil des Düngers, Mergels, Thons nicht bestreiten, wir wollen nur sagen, dass es hauptsächlich verwendet wird, nicht um sich isolirt mit den Pflanzen zu verbinden, sondern als Auflösungsmittel des Humus und der im Boden enthaltenen organischen Materien; um aber diese verschiedenen Quellen (Ammoniak und Salpetersäure) mitwirken zu lassen, müssen wir von der Erfahrung absehen, indem noch keine Beobachtung bewiesen hat, dass die Pflanzen unmittelbar Ammoniak oder Salpetersäure assimiliren.“

Welch' ungeheuren Umschwung die Liebig'schen Entdeckungen hervorgerufen haben, beweisen am besten die grossen Quantitäten Kunstdünger, welche zur Zeit in der Landwirthschaft Verwendung finden. Wie ja so häufig im Leben durch neue Entdeckungen das Alte werthlos wird, so auch hier; hat man doch lange genug den organischen Substanzen, aus denen sich allein der Humus bilden kann, den ihnen in der Landwirthschaft gebührenden Platz versagt. Der Humus stellt nicht nur eine Quelle dar, aus der die mineralischen Bodenbestandtheile sich zwar langsam aber stetig ergänzen, sondern er wird auch von vielen Pflanzen direct verwendet. Die organischen Substanzen, von denen man gewöhnlich glaubt, dass sie für die Pflanzenwelt nur von untergeordneter Bedeutung sind, spielen eine weit wichtigere Rolle als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Unsere Anschauungen über den Werth der organischen Substanzen als Nahrungsmittel der Pflanzen haben sich seit Liebig vollständig geändert. Von den Pilzen ist es schon lange bekannt, dass sie organische Substanzen mit Vortheil zum Aufbau

1) Vergl. z. B. Hlubeck, Beleuchtung der organischen Chemie des Herrn Liebig. 1842.

2) Biblioth. de Genève, t. 96, p. 360. Auch Annalen der Chemie und Pharmacie. Bd. 42. p. 275.

ihres Organismus verwenden. Durch Frank's[1]) Untersuchungen wissen wir, dass es Pilze giebt, welche sich symbiotisch mit den Wurzeln der Humuspflanzen verbinden und den Pflanzen Ammendienste leisten, indem sie vorzugsweise die organischen Substanzen für dieselben verwendbar machen. Auch hat Koch[2]) vom Melampyrum pratense constatirt, dass sie durch Haustorien mit organischen Bodenresten verwächst und letztere aussaugt, um die organischen Stoffe für sich zu verwenden.

Verfasser hat es sich zur Aufgabe gestellt, einen kleinen Beitrag zu liefern, welcher die grosse Wichtigkeit der organischen Substanzen für die Pflanze näher beleuchten soll.

II. Humus.

Am verbreitetsten finden sich die organischen Stoffe des Bodens im Humus. Unter Humus versteht man die braunen und schwarzen unkrystallisirbaren Stoffe, welche bei der Vermoderung und Verwesung der Pflanzen- und Thierstoffe als Zwischenproduct auftreten. Der Humus besteht hauptsächlich aus abgestorbenen Pflanzen. Durch Einwirkung starker Säuren oder Alkalien auf organische Körper, wie Kohlenhydrate, Eiweissstoffe, erhält man auch, bevor diese Körper in ihre Endproducte: Wasserstoff, Kohlensäure, Ammoniak übergehen, jene amorphen, eigenthümlichen Zwischenproducte von brauner oder schwarzer Farbe. Die Humussubstanzen finden sich in den oberen Schichten der Ackererde, im Torfe, in der Braunkohle, im faulen Holze, in verwesten Blättern, in vielen Quellwässern, worin sie sich als gelbbrauner Bodensatz absetzen.

Ueber das chemische Verhalten dieser Körper ist sehr wenig bekannt. Der Humus stellt keine einfache chemische Verbindung dar, sondern besteht aus den verschiedensten Zusammensetzungen.

---

1) Ueber neue Mycorhiza-Formen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1887, Band 5, Heft 8.

2) Ludwig Koch, Ueber die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1887, Band 5, Heft 5.



Es sind Stoffe, die fortwährend durch Verwesung eine weitere Veränderung erleiden und schon aus diesem Grunde keine bestimmte Zusammensetzung, noch bestimmte chemische und physikalische Eigenschaften aufweisen können. Die Verbindungen des Humus sind so complicirter Art, dass es beinahe unmöglich erscheint, über den Humus nach dieser Richtung genügende Aufklärung zu geben. Schon Mulder[1]) sagt: „Man würde, um die in dem Boden enthaltenen Stoffe mit erschöpfender Gründlichkeit zu behandeln, einen grossen Theil einer organischen Chemie schreiben.“

Die chemischen Verbindungen des Humus sind sehr complicirt und mit den verschiedensten Namen und Formeln belegt worden, deren Richtigkeit schon öfters angezweifelt wurde. Mulder[2]) unterscheidet folgende Humusstoffe: Quellsäure (Krensäure), Quellsatzsäure (Apokrensäure), Ulminsäure, Huminsäure, Ulmin und Humin. Von diesen Säuren lösen sich in reinem Wasser Quellsäure und Quellsatzsäure. In Flüssigkeiten, welche Alkalien gelöst enthalten, lösen sich auch noch Ulminsäure und Huminsäure. Diejenigen Humusstoffe, welche sich weder in Wasser noch Alkalien lösen, bezeichnet man als Ulmin und Humin.

Die Quellsäure und ihre Salze sind farblos, durch Oxydation geht sie leicht in die braungefärbte Quellsatzsäure über, während die Quellsatzsäure sich leicht wieder zur Quellsäure reducirt. Diese Processe spielen sich im Boden öfters ab.

Ulminsäure und Huminsäure unterscheiden sich durch ihre Farbe, erstere ist braun, letztere schwarz. Durch alkalische Erden werden sie gefällt und ihre Alkalisalze verhalten sich in dieser Hinsicht den Seifen analog.

Die in Alkalien unlöslichen Verwesungsproducte werden ebenfalls nach der Farbe unterschieden. Die braungefärbten Stoffe bezeichnet man als Ulmin, die schwarzgefärbten als Humin. In heissen Alkalien sind diese Stoffe wenigstens theilweise löslich, wobei sie in die betreffenden Säuren überzugehen scheinen.

Mit der Isolirung der einzelnen Humuskörper hat sich eine Reihe von Forschern abgemüht, ohne zu einem besonderen Resultat zu gelangen. Der Humus zeichnet sich durch einen ziemlich hohen

1) Chemie der Ackerkrume. Aus dem Holländischen von Chr. Grimm 1862. I. p. 240.

2) Vergl. Adolf Mayer, Lehrbuch der Agriculturchemie, p. 66 u. 67.

Stickstoffgehalt aus, etwa 3—4 Procent. Man hat jedoch die Erfahrung gemacht, dass Pflanzen, welche im Humus gewachsen waren, denen also Stickstoff in reichlicher Menge zur Verfügung stand, verhältnissmässig wenig von demselben aufnahmen. Der Stickstoff muss sich also im Boden in einer schwer löslichen Verbindung vorfinden. Als solch' schwer löslichen Stoff hat man in manchen Humusarten Chitin vorgefunden, herrührend von zu Grunde gegangenen Insecten und Crustaceen. Von Post[1]), welcher sich mit derartigen Untersuchungen befasst, hat solche Moorbildungen, in denen sich bedeutende Chitinsubstanzen befanden, mit dem Namen koprogenen Humus belegt, im Gegensatz zu dem gewöhnlichen vegetabilischen Humus. Er fand in schwedischen Mooren die trockne Moormasse bis zu $^1/_5$ oder $^1/_6$ aus Chitin bestehend. P. E. Müller, Kopenhagen[2]) fand im Humus einiger Buchenwälder der dänischen Inseln bedeutende Chitinmengen. Bei Untersuchungen, welche ich an Moorböden vornahm, habe ich niemals bedeutendere Chitinmassen vorgefunden. Ganz vereinzelt fanden sich manchmal Insectentheile vor, welche wohl in keinem Moore fehlen dürften. Durch die Untersuchungen der vorhin erwähnten Forscher erklärt es sich leicht, dass die Pflanzen nur schwer diese Stickstoffverbindungen verwerthen können. Die sogenannten insektivoren Pflanzen lassen auch die Chitinhülle zurück, während sie alles Andere von den gefangenen Insecten verwerthen. Es steht fest, dass die grosse Mehrzahl der Humusböden den Stickstoff nicht als Chitinsubstanz enthält, dennoch können die Pflanzen den Stickstoff des Humus nicht so leicht verwenden, wie Ammoniak und Salpetersäure. Es scheint also, dass die Stickstoffverbindungen des Humus sich nur schwer zu Ammoniak und Nitrate zersetzen.

Der Humus macht den Boden lockerer und für die Pflanzen ausbeutungsfähiger. Ein humöser Boden enthält stets mehr Feuchtigkeit als ein humusarmer Boden. Auch will ich hier vorgreifend erwähnen, dass das Wurzelsystem der Pflanzen sich in einem humusreichen Boden ganz anders verhält, als etwa in einem reinen Sandboden. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des

1) Nutideus koprogena Bildningar. Gyttja, Dy, Torf och Mylla. Kong. svensk. Vetensk. akad. Handling Nyd. F. 4. 1861/62. Im Auszuge übersetzt von E. Ramann. Landwirthschaftl. Jahrbücher, 1888, p. 405.

2) Natürliche Humusformen, p. 173.



Humus zeigen manche Schwankungen. So ist z. B. ein Moorboden, den man hat austrocknen lassen, nicht mehr im Stande, nach dem Austrocknen so viel Wasser zu absorbiren, wie vor dem Austrocknen. Auch durch Temperaturerhöhung ändert sich das Löslichkeitsverhältniss des Humus in Wasser. Frank[1]) erhitzte Moorboden längere Zeit auf 100° C und fand, dass sich von einem in dieser Weise behandelten Boden bedeutend mehr in Wasser löste, als von demselben Boden, welcher nicht durch Wärme aufgeschlossen wurde. Er fand, dass 30 g Moorboden unerhitzt 0,109 g, nach dem Erhitzen auf 100 ° C jedoch 0,268 g im Wasser Lösliches lieferten. Es ist dies eine Thatsache, welche beim Moorbrennen von Wichtigkeit ist. Durch das Brennen werden nicht allein die veraschten Theile für die Pflanzen verwendbar, auch das umgebende Moor, welches nur erwärmt wurde, wird dadurch aufgeschlossen und für die Pflanzen ausbeutungsfähiger. Die Moore, jene gewaltigen Humuslager, beeinflussen auch das Klima der betreffenden Gegenden. Krey[2]) erwähnt darüber Folgendes: „Moore von bedeutender Ausdehnung erzeugen in Folge der durch die starke Verdunstung gebundenen Wärme über sich eine wesentlich kältere Atmosphäre, als die umgebenden Nichtmoorböden. Eine Folge hiervon ist, dass mit Wasser gesättigte Luftströme, sobald dieselben die Morastatmosphäre erreichen, plötzlich sich rasch abkühlen, und dadurch einen Theil ihres Wassers theils als Nebel, theils als Regen weit intensiver auf das Moor fallen lassen. Es sind daher die Niederschläge in Moorgegenden häufig weit bedeutender, als in nahe gelegenen Sanddistrikten."

Bei der mikroskopischen Untersuchung[3]) des Humus findet man die Hauptmasse soweit in der Zersetzung vorgeschritten, dass man kein klares Bild erhält. Jedoch findet man häufig noch gut erhaltene Pflanzentheile vor, welche der Zersetzung einen bedeutenden Widerstand entgegensetzten.

Der Waldhumus besteht der Hauptsache nach aus zu Grunde gegangenen Blättern, Borken- und Holztheilen u. s. w. Ausserdem

---

1) A. B. Frank. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, p. 134.

2) Friedrich Krey, Die Moorkultur.

3) Der von mir untersuchte Humus stammt meistens aus der Umgegend von Berlin, Tegeler Wald, Grunewald, Steglitz, Johannisthal und den Emsmooren in der Umgegend von Papenburg, Lingen und Meppen.

ist der Boden von Pilzgewebe reichlich durchsetzt, überall dringen die Pilzfäden ein. Die Pilzfäden sind es, welche den Humificationsprocess einleiten. Die Blätter der Bäume, wenn sie vom Regen durchweicht auf dem Waldboden lagern, werden alsbald von den Pilzen als willkommene Beute in Angriff genommen. Ist durch Bruch oder Stoss oder durch den Zersetzungsprocess selbst erst einmal die Cuticula und Epidermis an bestimmten Stellen zerstört, so ist den Pilzfäden das Eindringen in die Blätter bedeutend erleichtert. Die Pilzfäden scheinen sich mit Vorliebe zuerst des Schwammparenchyms der Blätter zu bemächtigen, wenigstens fand ich das Schwammparenchym stets mehr mit Pilzfäden durchsetzt, als das Palissadenparenchym, wovon ich mich durch Quer- und Flächenschnitte leicht überzeugen konnte. Beim verwesenden Holz bemächtigen die Pilzfäden sich mit Vorliebe der Markstrahlzellen. Bei Untersuchungen, welche ich an lebenden Bäumen vornahm, fand ich wohl in einzelnen Fällen die Borke unten am Stamme verpilzt, dahingegen erwies sich die Borke in höheren Regionen pilzfrei. Diese Pilzmycelien, meistens von brauner Farbe, jedoch auch ganz farblos, kommen in jedem Waldhumus und Moorboden vor. Dieselben gehören verschiedenen Pilzarten an, und zeichnen sich durch die sogenannten Schnallenzellen aus. Der am häufigsten vorkommende Pilz ist wohl Cladosporium humifaciens Rostrup. Doch kommen auch Pilzmycelien vor, die sich nicht von vornherein bestimmen lassen, wie von Hymenomyceten und verschiedenen anderen Pilzarten. Selbst in den tieferen Moorschichten fand ich noch Pilzfäden vor. Meistens waren es braune, abgestorbene Pilzfäden, die allen Zersetzungsprocessen widerstanden hatten. Lebendes Pilzmycel fand sich auch manchmal vor. Während die todten Pilzfäden immer nur einzelne zerrissene Fäden darstellten, bestand das lebende Pilzmycelium aus zahlreichen verschlungenen Fäden.

Die Emsmoore sind meistens Hochmoore, deren obere Schicht fast nur aus Sphagnum gebildet wird; die unteren Schichten geben das eigentliche Material für den Torf. Man findet in diesen Mooren in allen Schichten häufig eine braune faserige Masse, welche jedenfalls viele Jahre den Zersetzungsprocessen widerstanden hat. Dieses braune faserige Gewebe findet sich im Moore oft in Schichten vor, in der Dicke von mehreren Fuss. Beispielsweise enthielt ein Torf von 300 ccm Inhalt ein Drittel seines Volumens solcher Faser. Die

Hauptmasse dieser Faser erwies sich als Epidermiszellen monocotyler Pflanzen. Epidermiszellen von dicotylen Pflanzen, Fibrovasalstränge oder Bastfasern fand ich nur selten vor. Diese Epidermiszellen waren so gut erhalten, dass sogar die Spaltöffnungen noch deutlich erkennbar waren. Bei der Untersuchung erwies es sich als nothwendig, die Faser wegen der sehr störenden braunen Farbe vorher zu bleichen, wozu ich mich mit gutem Erfolge der unterchlorigen Säure bediente. Auch waren öfters Färbungen nothwendig, bei denen mir das Safranin stets gute Dienste leistete, mit denen sich die Zellenmembranen besonders gut färbten. Auf diese Weise liessen sich die Epidermiszellen mono- und dycotyler Pflanzen besonders gut unterscheiden. Durch Vergleichung der im Moor vorgefundenen Epidermiszellen mit denen lebender Pflanzen gelang es mir zu constatiren, dass die Hauptmasse dieses Gewebes von Eriophorum-Arten und von Narthecium ossifragum herrühren, und zwar sind es vielfach die breiteren Scheiden dieser Pflanzen, welche sich in der Nähe der Wurzeln befinden. Diese Angaben passen für die aus den Mooren in der Umgegend von Papenburg stammenden Gewebe und Pflanzen. Diese Pflanzen sind auf jenen Mooren vorherrschend gewesen, haben aber in dem Maassstabe abgenommen, als die Entwässerung dieser Moore vorangeschritten ist. Im Moore aus der Gegend von Meppen fand ich vielfach Epidermiszellen mit Spaltöffnungen vor, von denen ich mit Sicherheit die Stammpflanze noch nicht angeben kann[1]). Diese Epidermiszellen stimmen mit denen von Avena sativa überein, doch ist letztere Pflanze ausgeschlossen.

III. Ueber das Verhalten der Pflanzenwurzeln im Substrat.

Im Allgemeinen nehmen die Pflanzen die Nährstoffe durch die Wurzeln auf. Die Aufnahme des Kohlenstoffes aus der Luft bedarf keiner Erwähnung. Wenn ich hier von Wurzeln rede, so meine ich damit Wurzeln im physiologischen Sinne. Die Pilzmycelien, die Rhizinen der Bryophyten sind also auch unter dem Begriff Wurzeln zu fassen. Es würde den bescheidenen Rahmen einer

1) Da meine Untersuchungen zur Zeit noch nicht abgeschlossen sind, so behalte ich mir die Bearbeitung dieses Gegenstandes vor.

Dissertation weit überschreiten, wollte ich hier auf alle Pflanzenfamilien eingehen und das Verhalten ihrer Wurzeln näher beleuchten. Selbstverständlich richtete ich bei allen meinen Untersuchungen mein Augenmerk besonders auf solche Fälle, wo es sich um eine Verwerthung organischer Substanzen handelte.

A. Pflanzen mit unechten Wurzeln.

a) Pilze.

In erster Beziehung wären hier die Pilze, die wegen ihres Chlorophyllmangels auf organische Substanzen angewiesen sind, zu betrachten. Die Pilze sind entweder Parasiten oder Saprophyten. Der Parasitismus, der auch sonst im Pflanzenreich vielfach verbreitet vorkommt, hat für diese Arbeit keine Bedeutung, weil in diesem Falle einfach die Pflanzen, die von anderen Pflanzen bereitete Nahrung verwerthen. Von den Pilzen ist es schon lange bekannt, dass sie sich zu ihrer Ernährung organischer Substanzen bedienen. Bei ihnen kann die Ernährung schon durch eine einzige organische Stickstoffverbindung erfolgen. Eiweissstoffe, Peptone, Amide (wie Asparagin, Leucin, Tyrosin), Harnstoff, Hippursäure, Harnsäure, Glykokoll, Guanin, Kreatin, Acetamid, Propylamin sind jedes für sich vortreffliche Pilznahrungsmittel.

b) Algen und Flechten.

Die Algen und Flechten können hier unberücksichtigt bleiben. Die niedrigen Algen spielen eine zu unbedeutende Rolle und bei den höher organisirten Algen der Gattung Fucus und Laminaria findet die Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche der Pflanze statt. Man findet allerdings diese Pflanzen an der Basis durch ein vielverzweigtes Wurzelsystem sehr fest an Steine und Felsen angeklammert. Die Wurzel dient hier aber nur als Haftorgan, um der Pflanze einen Halt gegen die Meeresströmungen zu geben. Bei den Flechten endlich sind es ja wieder Pilze, welche für die Nahrungsaufnahme sorgen.

c) Moose.

Unter den Bryophyten sind es hauptsächlich die Laubmoose, welche durch das massenhafte Auftreten von Rhizinen (Wurzelhaare) eine nicht unwichtige Rolle spielen. Die Rhizinen treten bei den meisten Laubmoosen, mit Ausnahme der Abtheilung Sphagna, bei der sie nur spärlich und kümmerlich entwickelt sind, in grosser Anzahl auf. Sie treten aus der Basis des Stamme hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem rothbraunen Filz. Die Verzweigung der Rhizinen im Boden ist bei manchen Laubmoosen eine sehr reichliche, häufig stellen sie einen dichten unentwirrbaren Filz dar. Unsere Waldbäume findet man fast alle mit einem grünen Kleide von Flechten und Moosen überzogen. In die längst abgestorbene Borke dieser Bäume treiben sie ihre Rhizinen. Während die Flechten harmloser Natur sind, soweit sie auf Bäumen vorkommen, leisten die Moose schon Bedeutendes. Die Rhizinen dringen von Zelle zu Zelle, indem sie die Zellmembranen durchbohren. Da die Moose immer in grösserer Anzahl auftreten, so findet man derartige Borke oder derartiges Holz von zahllosen Rhizinen durchdrungen. Ein Längsschnitt, wie ihn Taf. VI, Fig. 1 darstellt, kann uns davon überzeugen. Die dickeren Rhizinen sind die älteren und zeichnen sich durch eine dunkelbraune Farbe aus, während die dünneren und jüngeren von hellbrauner Farbe sind. Die Rhizinen stellen einfache Zellfäden dar, welche durch schiefe Querwände getheilt sind. In dieser Figur sind absichtlich viele Rhizinen fortgelassen, da sie das Bild nur undeutlich machen würden. In Fig. 2 ist ein Stück desselben Holzes bei stärkerer Vergrösserung abgebildet, in der Zelle A B dringt eine Rhizine von unten durch einen Tüpfel ein und durchbohrt zweimal die Zellwand dieser Zelle. In der benachbarten Zelle sind drei Rhizinen eingedrungen. Die hier abgebildeten Rhizinen stammten von Bryineen und waren in Coniferenholz eingedrungen, welches schon einige Zeit der Humification unterlegen hatte. Ich will hier gleich erwähnen, dass es nicht leicht ist, derartige gute Schnitte zu erhalten, da das Holz meistens schon zu weit in der Humification vorgeschritten und deshalb bröcklich ist. Auch ist das vom Wasser durchdrungene Holz dann

so locker, dass es beim Schneiden leicht aus einander fällt. Aus diesem Grunde ist es zweckmässig, das Holz mit einem geeigneten Bindemittel zu durchtränken und nachher zu härten. Zu dem Zwecke liess ich die betreffenden, mit den Rhizinen oder Wurzeln versehenen Objecte einige Zeit in Glyceringelatine liegen und bewirkte dann durch absoluten Alkohol die Härtung. Auf diese Weise gelang es mir, eine Reihe brauchbarer Schnitte zu erhalten.

d) Gefässkryptogamen.

Der Pteridophyten braucht an dieser Stelle nicht besonders gedacht zu werden, da sie bereits echte Wurzeln besitzen und sich in dieser Beziehung den höheren Pflanzen anschliessen. Welche Dimensionen die unterirdischen Theile annehmen können, lehren uns am besten die Schachtelhalme, deren Rhizome oft grosse Flächen beherrschen.

B. Pflanzen mit echten Wurzeln.

a) Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln.

Die Ausbildung des Wurzelsystems richtet sich nach dem Substrat, in dem die Pflanzen wachsen. Das Wurzelsystem der Wasser- und Sumpfpflanzen ist viel weniger entwickelt, als das der Landpflanzen, welche in einem trockenen Boden wachsen. Frank Schwarz[1]) hat gefunden, dass Wurzeln, denen die Nahrung nur im gelösten Zustande mit Wasser zugeführt wurde (Wasserkulturen, feuchter Erdboden) eine Verlangsamung des Längenwachsthums zeigen, zugleich tritt eine Hemmung in der Wurzelhaarbildung auf. Ein verlangsamtes Längenwachsthum tritt allerdings in sehr feuchtem Boden auf und die Wurzelhaarbildung unterbleibt meistens vollständig, auch die Wurzelhaube bleibt ziemlich schwach ausgebildet, wie unsere Sumpf- und Moorpflanzen beweisen.

1) Frank Schwarz, Wurzelhaare-Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, 1883, Bd. I, Heft 2.



In einem weniger feuchten Boden, vor allem im Humusboden, tritt ein sehr üppiges und reich verzweigtes Wachsthum ein. Während im Sandboden die Thätigkeit der Wurzeln sich fast ganz und gar auf das Längenwachsthum beschränkt, tritt im Humus der umgekehrte Fall ein. Die Wurzeln verzweigen sich und zeigen das Bestreben, den Humus allseitig auszubeuten. Folgender Versuch, der durch beigefügte Abbildung näher veranschaulicht wird, mag dies beweisen. Der Apparat, den ich zu diesem Versuche benutzte, bestand aus einem schmalen Kasten von rechtwinkliger Form und $^1/_2$ m Höhe. Derselbe verengte sich nach unten und war mit schiefen Glaswänden versehen, so dass nach dem Gesetze des Geotropismus die Wurzeln gezwungen waren, die Seitenwände zu treffen. Die Glaswände gestatteten die Beobachtung der Entwickelung des Wurzelsystems. Es wurden zwei Versuche gemacht. Der eine Kasten wurde abwechselnd mit einer Schicht Sand, Moorboden, Sand, Humus, Sand gefüllt und mit Phaseolus multiflorus bepflanzt; der andere enthielt nur Sand, Moorboden, Sand, in ihm wuchsen Pflanzen von Zea mays. Der Moorboden wurde zu diesem Versuche vorher durchgesiebt und ordentlich durchlüftet. Nach einigen Wochen wurden beide Apparate photographirt. Die Pflanzen wurden nicht mit photographirt, sondern nur das Wurzelsystem. Auf diese Weise erhielt ich das beigefügte Bild (Taf. V). Ueberall, wo die Wurzeln Humus oder Moorboden passirt hatten, war eine reiche Verzweigung des Wurzelsystems eingetreten, während dort, wo die Wurzeln Sand durchdrungen hatten, die Ausbildung der Nebenwurzeln fast ganz und gar unterblieben war. Hieraus geht hervor, dass die Pflanzenwurzeln das Bestreben haben, den Humus nach allen Richtungen hin auszubeuten. Dieses Verhalten der Wurzeln spielt in der Natur eine grosse Rolle. In den Wäldern ist der Boden immer mit einer mehr oder weniger dicken Humusschicht bedeckt. So fand ich z. B. im Tegeler Wald, wo die Humusschicht an der betreffenden Stelle etwa 15 cm dick war, die Wurzeln von Ericaceen sehr reich verzweigt, während sie in der darunter liegenden Sandschicht sehr spärlich wurden. Auch kommt dieses Verhalten der Wurzeln bei der Rimpau'schen Moorkultur in Betracht. Bei der Rimpau'schen Moorkultur wird bekanntlich der entwässerte Boden mit einer Erdschicht überdeckt. Man findet auch hier die Wurzeln am reichlichsten im Moorboden verzweigt.

Die Verzweigung des Wurzelsystems im Boden ist eine viel grössere, als man gewöhnlich glaubt. Den Raum, den das Wurzelsystem im Boden einnimmt, kann man nach Sachs[1]) bei einer kräftig entwickelten Sonnenrose, bei dem Hanf und Kürbis auf mehr als einen Cubikmeter annehmen und bei grossen Bäumen selbst auf Hunderte von Cubikmetern. S. Clark hat sich die Mühe nicht verdriessen lassen, die Länge aller Wurzeln einer grossen Kürbispflanze zu berechnen und fand, dass dieselbe 25 km betrug.

Auch darin täuscht man sich öfter, bis zu welcher Tiefe die Wurzeln in den Boden dringen. Für gewöhnlich nimmt man eine viel zu geringe Tiefe an. Es mag mir deshalb gestattet sein, einige Pflanzen mit bedeutender Wurzellänge zu erwähnen. So waren die Wurzeln von Trifolium pratense L. (Rothklee) bis 145 cm tief in den Boden gewachsen, während der oberirdische Theil nur eine Höhe von 58 cm erreicht hatte. Bei Medicago sativa L. (blaue Luzerne) war der oberirdische Theil 106 cm lang, der unterirdische aber 265 cm. Eine fünfjährige Pflanze von Lathyrus silvestris L. zeigte Wurzeln bis zu 275 cm Tiefe. Bei Vicia cassubica wurde das Wurzelsystem bis zu einer Tiefe von 3 m verfolgt[2]).

Bei den Moosen sahen wir, wie diese Pflanzen im Stande waren, mit Hülfe ihrer Rhizinen in organische Substanzen (Borke, Holz) einzudringen, indem sie sich ihren Weg von Zelle zu Zelle bahnten und die ihnen hinderlichen Zellmembranen durchbohrten (Fig. 3). Dass die echten Wurzeln hierin den erwähnten Pflanzen nicht nachstehen, davon kann man sich bald überzeugen. Ein gestürzter Baum im Walde, sich selbst überlassen, fällt gar bald der Zersetzung anheim. Moose überziehen ihn mit einem grünen Kleide, und, wenn die Humification etwas weiter fortgeschritten ist, kommen andere Pflanzen und ergreifen von der willkommenen Wohnstätte Besitz. Sie treiben ihre Wurzeln in den todten Körper, zerstören Zelle auf Zelle, indem die Wurzeln die Zellwände resorbiren. Um diese Vorgänge zu beobachten, ist es nothwendig, dünne Schnitte von solchem Holz, worin Wurzeln gewachsen sind, anzufertigen. Mit Hülfe von Glyceringelatine gelang es mir, auch hier gute

---

1) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 368.

2) Die beiden ersten Pflanzen finden sich im Landwirthschaftlichen Museum, die beiden letzten im pflanzenphysiologischen Institute zu Berlin ausgestellt.



Schnitte mit den Wurzeln darin zu erhalten (Fig. 3 und 4). Die Wurzeln dringen mit Vorliebe in die Markstrahlzellen ein, weil letztere gegen die Humification am wenigsten resistent sind. Auch scheint das Frühlingsholz leichter von den Wurzeln durchdrungen zu werden als das Herbstholz. Bei meinen Schnitten waren die meisten Wurzeln durch das Frühlingsholz gegangen. Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch Coniferenholz dar, die Wurzeln, welche in diesem Falle Scutellaria galericulata angehörten, waren durch das Frühlingsholz gedrungen, bei c ist eine jüngere Wurzel getroffen, welche in eine Zelle eingedrungen ist und deren Wandungen durch das Wurzelsekret resorbirt sind. Wie wir durch Molisch[1]) wissen, besitzt das Wurzelsekret oxydirende Eigenschaften. Es erklärt sich leicht, dass auf diese Weise die Humification des Holzes rasch von statten geht. Ist erst einmal die Wurzel eingedrungen, dann giebt es keinen Halt mehr gegen die Zerstörung des Holzes. Durch das Dickenwachsthum der Wurzel werden die Holzzellen gewaltsam bei Seite gedrängt, so dass die Zelllumina die sonderbarsten Formen annehmen (Fig. 4). Der Zusammenhang der Zellen wird gelockert und die Zellwände werden eng zusammengedrängt, deshalb findet man eine derartige Wurzel stets mit einem braunen oder schwarzen Hof umgeben, herrührend von humificirten Zellwänden. Wurzelhaare werden beim Eindringen der Wurzeln in Holz nicht angelegt, erst wenn die Humification durch die Thätigkeit der Wurzeln weiter vorangeschritten ist, treten Wurzelhaare auf. Bei Drosera rotundifolia und Viola palustris, welche in Sphagnummoor gewachsen waren, konnte ich unter dem Mikroskope constatiren, wie die Wurzelhaare die Zellwände von Sphagnumzellen durchbohrt hatten und von einer Zelle zur anderen wanderten, was ja auch schon von Schlicht[2]) beobachtet wurde. Die Blätter der Sphagnaceen bestehen aus zweierlei Zellen, engen schlauchförmigen, welche Chlorophyll enthalten und dazwischen liegenden grossen Zellen ohne Inhalt, welche daher farblos sind und in deren Wände grosse kreisrunde Löcher entstehen (Fig. 5, y). Die Wurzelhaare von Drosera hatten meistens

---

1) Ueber Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen. Aus dem XCVI. Bande der Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wissensch., Wien, I. Abth., Oct. Heft, Jahrg. 1887.

2) Albert Schlicht, Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorhizen.

die Luftzellen passirt und waren den Chlorophyllzellen aus dem Wege gegangen, indem sie nach unten oder oben auswichen und an einer beliebigen Stelle wieder in das Blatt durch eine Luftzelle eintraten. Doch kamen auch Durchbohrungen der Chlorophyllzellen vor. In Fig. 5 befinden sich nur die dunkel schattirten Theile des Wurzelhaares wirklich in den Sphagnumzellen, der hellere Theil liegt unter der Zelle. Bei z hat die Durchbohrung einer Chlorophyllzelle stattgefunden, bei y ist das Wurzelhaar nach unten ausgewichen.

b) Pflanzen mit verpilzten Wurzeln.

Die Wurzelhaare haben in erster Beziehung für die Nahrungsaufnahme der Pflanzen zu sorgen. Gerade bei den Humuspflanzen fehlen diese Organe häufig. Durch Frank's[1]) Untersuchungen wissen wir, dass diese Pflanzen reichen Ersatz in den Pilzen des Bodens finden, welche die Thätigkeit der Wurzelhaare übernehmen. Es soll hierdurch keineswegs die Ansicht ausgesprochen werden, als wenn die Pilze nur bei Abwesenheit von Wurzelhaaren an den Wurzeln auftreten. Wir kennen durch Schlicht[2]) Fälle, wo Wurzelhaare und Pilze neben einander vorkommen, allerdings nur bei endotrophisch verpilzten Wurzeln. Die Pilze des Bodens treten mit den Wurzeln in Symbiosis und leisten den letzteren Ammendienste, indem sie für die Nahrungszufuhr sorgen. Frank hat diese Symbiosis mit dem Namen Mycorhiza belegt und zweierlei Arten unterschieden, die ectotrophische und endotrophische Mycorhiza, je nachdem der Pilz die Wurzel äusserlich umspinnt oder in das Zellengewebe der Wurzel eindringt. Für eine ganze Reihe von Pflanzen ist der Wurzelpilz schon von Frank selbst und von Schlicht festgestellt worden. Die Mycorhizen[3]) scheinen auch auf die Wurzel hinsichtlich der Entwicklung ihrer Gestalt verändernd einzuwirken. Im feuchten Humus findet man allgemein, dass die Nebenwurzeln zu Saugwurzeln von eigenthümlicher Gestalt umgeändert sind, wie man bei Birken und Fichten leicht wahrnehmen kann. Diese Saugwurzeln zeigen ein beschränktes Längenwachsthum

1) l. c.
2) l. c.
3) Frank, Lehrb. d. Pflanzenphysiologie, vergl. p. 137.



und verdicken sich besonders gegen die Mitte. Es kommen Fälle vor, wo sämmtliche Nebenwurzeln an der Pflanze an bestimmten Theilen zu derartigen Organen ausgebildet sind. Die Wurzel erhält dadurch ein büschel- oder korallenartiges Aussehen.

Welch wichtigen Dienst die Pilze den betreffenden Pflanzen leisten, lehren uns am besten die chlorophyllfreien Pflanzen. Es sei hier nur auf Monotropa hypopitys verwiesen. Da Monotropa des Chlorophylls entbehrt, ist sie auf organische Nahrung angewiesen. Das Wurzelsystem dieser Pflanze, welches, nebenbei bemerkt, sehr tief in den Boden eindringt, besteht aus zahlreichen, sehr brüchigen, knäuelartig verschlungenen Wurzeln, welche beinahe alle dieselbe Dicke besitzen. Gerade diesen Pflanzen fehlen die für die Nahrungsaufnahme so wichtigen Wurzelhaare. Wir finden fast sämmtliche Wurzeltheile, wie bei anderen Pflanzen auch mit mineralischen und humösen Bestandtheilen beklebt. Durch Kamiensky[1]) wissen wir, dass die Wurzel mit einem Pilzgewebe überzogen ist. Diese Pilzfäden sind es, welche die Thätigkeit der Wurzelhaare übernommen haben. Da man Monotropa stets mit mineralischen Bestandtheilen durch die Pilzfäden behaftet findet, so glaube ich, den Pilzfäden auch die auflösenden Eigenschaften der Wurzelhaare zusprechen zu dürfen.

Schon vorhin erwähnte ich der Ericaceen, welche im Waldhumus ein reich verzweigtes Wurzelsystem entwickelt hatten, während die Wurzeln, sobald sie in den unter dem Humus befindlichen Sandboden gelangten, auffallend schwächer wurden. Auch diese Wurzeln waren bis in den Sand hinein verpilzt. Die Epidermiszellen waren mit einem Pseudoparenchym von Pilzfäden erfüllt, einer farblosen trüben Masse, welche sich erst bei stärkerer Vergrösserung als Pilzgewebe erwies. Auch fand ich die Wurzeln äusserlich mit einem Pilzgewebe umgeben. An einigen Pflanzen bemerkte ich auch, dass das äussere und innere Pilzgewebe in Verbindung stand, da die Pilzfäden durch die Zellmembranen der Epidermiszellen gingen. Im übrigen verweise ich auf die schon öfter citirte Arbeit von Frank. Da die Ericaceen absolut keine Wurzelhaare besitzen, so liegt es nahe, dass die Pilzfäden deren Thätigkeit übernehmen. Für Buchen ist diese Thatsache von

---

1) Vergl. Sachs, Pflanzenphysiologie, p. 368.

Frank genügend durch Parallelkulturen nachgewiesen worden. Es ist doch wohl anzunehmen, dass die anderen Pflanzen mit verpilzten Wurzeln sich ebenso verhalten. Da man die Pilzfäden, wenn sie im Sandboden gewachsen sind, stets in ähnlicher Weise mit mineralischen Bestandtheilen eng verwachsen antrifft, wie die Wurzelhaare, so scheint mir dieses wiederum dafür zu sprechen, dass die Pilzfäden auflösende Kraft besitzen. Ein Versuch mit Vaccinium Vitis idaea und einer Marmorplatte, wie Sachs solche bei den Wurzelhaaren in Anwendung brachte, lieferte kein klares Corrosionsbild. Dieser Versuch giebt deshalb kein so günstiges Resultat, da man stets säurefreien Humus anwenden muss, während diese Pflanzen mit Vorliebe in saurem Humus wachsen. Die Humussäuren würden auch die polirte Marmorplatte anätzen.

Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhizen erwähnt Frank unter anderem: „Der Pilz der Mycorhiza führt dem Baume ausser dem nöthigen Wasser und den mineralischen Bodennährstoffen auch noch organische, direkt aus dem Humus und den verwesten Pflanzenresten entlehnte Stoffe zu. Zu dieser unmittelbaren Verwerthung organischer vegetabilischer Abfälle für die Ernährung wird der Baum nur durch den Mycorhizenpilz befähigt."

Im Tegeler Walde habe ich öfters Kiefern angetroffen, deren Stammbasis von Vaccinium Vitis idaea rund umwachsen und deren Borke in nicht seltenen Fällen von den Wurzeln der Vaccineen vollständig durchwachsen war. Die Borke war sehr wohl erhalten und verhältnissmässig wenig durchweicht. Der Boden in Kiefernwäldern ist bekanntlich stets trockener, als der von Laubwäldern. Die Borke war so sehr von den Wurzeln durchwuchert, dass das Ganze wie zusammenhängend aussah. Eine Trennung von Borke und Wurzeln gelang nur schwer. Die Pilzfäden, die treuen Begleiter der Ericaceen und Vaccineen hatten auch diese Pflanze (Vaccinium Vitis idaea) auf ihrem schwierigen Wege nicht verlassen. Die Wurzeln waren auch in diesem Falle verpilzt.

C. Pflanzen, welche zur Ausbeutung der Nährstoffe besondere Organe besitzen.

Bis jetzt hatten wir es mit Pflanzen zu thun, welche sich zu ihrer Ernährung der Wurzeln und Pilze bedienen. Es giebt aber auch Pflanzen, welche mit besonderen Organen versehen sind, mit deren Hülfe sie sich der Nährstoffe bemächtigen. In derselben Weise, wie die parasitischen Cuscuteen und Orobancheen ihre Nahrung durch die Haustorien aus ihren Wirthen beziehen, ebenso besitzen einige Humusbewohner besondere Organe zur Ausbeutung des Humus. Von einigen Rhinantaceen wissen wir, dass sie sich auch saprophytisch ernähren können. Koch[1]) hat gefunden, dass die Haustorien von Melampyrum pratense nicht nur parasitisch die Wurzeln anderer Pflanzen ausbeuten, sondern auch vorzugsweise mit kleinen, im Waldhumus enthaltenen organischen Resten wie Holzstückchen, Borkentheile etc. verwachsen und sie dann aussaugen. Ich habe daraufhin die mir zugänglichen Rhinantaceen auf ihren Saprophytismus untersucht. Die saprophytischen Eigenschaften von Melampyrum kann ich bestätigen. Melampyrum fand ich häufig mit kleinen Aestchen und Holzstücken verwachsen (Fig. 6). Melampyrum findet man auch auf Gramineenwurzeln schmarotzend, doch scheint bei dieser Pflanze der Saprophytismus vorzuherrschen.

Pedicularis palustris zeichnet sich vor anderen Rhinantaceen durch kräftig entwickelte Haustorien aus. Diese Pflanze fand ich meistens auf Gramineenwurzeln schmarotzend, doch ist es mir auch gelungen sie saprophytisch mit vegetabilischen Resten verwachsen anzutreffen. Ich fand Pedicularis auf einer Moorwiese, welche lange unter Wasser gestanden hatte. In unmittelbarer Nähe befanden sich keine Pflanzen. Als ich sie vorsichtig dem Boden entnahm, fand ich sie mit kleinen Aestchen, vielleicht von Heidekräutern herrührend, verwachsen, vorzugsweise hatten die Haustorien sich eines der Zersetzung anheim gefallenen Rhizoms, wahrscheinlich von Triticum repens (Fig. 7) bemächtigt. Die Annahme, dass das betreffende Rhizom etwa durch Pedicularis zum Absterben gebracht worden sei, war ausgeschlossen, wie aus der ganzen Bodenunter-

1) l. c.

suchung hervorging. Bei Rhinantus minor, bei Euphrasia officinalis und Euphrasia Odontites konnte ich immer nur Parasitismus[1]) constatiren. Die Verwachsung geschieht wie Koch[2]) angegeben hat. Das Nährobject wird von den Haustorien zangenförmig umschlossen, dann wachsen die mittleren Zellschichten des Haustoriums keilförmig in das Nährobject hinein, dringen bis zu den Gefässbündeln vor und saugen dasselbe aus. Bilden[3]) kleine Aestchen, Holzstückchen das Nährobject, so tritt durch die saugende Wirkung der eingedrungenen Initialien an den offenen Enden des Objectes Wasser und Luft ein, wodurch die Zersetzung befördert wird. Die Rhinantaceen besitzen ein schwach entwickeltes Wurzelsystem ohne Wurzelhaare. Der Parasitismus erklärt sich also leicht, doch scheinen diese Pflanzen sich unter geeigneten Umständen auch dem Saprophytismus hingeben zu können.

IV. Untersuchungen einiger Humuspflanzen in Bezug auf Wurzelhaare und Verpilzung nebst Angabe der Standorte.

Es ist nicht meine Absicht, unter dieser Rubrik lediglich neue Befunde anzuführen, ich will nur eine Reihe von mir untersuchter Pflanzen in systematischer Reihenfolge anführen, woraus das Verhalten der Wurzeln dieser Pflanzen im Boden ersichtlich ist. Von manchen Pflanzen, z. B. den Ericaceen, Vaccineen, Orchideen, Monotropa Hypopitys ist dieses schon längst bekannt, doch mögen sie der Uebersicht wegen hier mitangeführt werden.

Filices.

Botrychium Lunaria Sw.

Hochmoor bei Papenburg. Der unterirdische Theil der Pflanze ist mit einem dichten Filz von Wurzelhaaren besetzt, welche mit den Bodenbestandtheilen verwachsen sind, so dass die Pflanze mit einem förmlichen Humushöschen umgeben ist.

---

1) Meines Wissens hat Koch, welcher schon seit längerer Zeit über die Entwicklungsgeschichte der Rhinantaceen arbeitet, bis jetzt bei keiner anderen Rhinantacee Saprophytismus constatirt.

2) l. c.

3) Koch l. c.

Polystichum Thelypteris Rth.

Grunewaldmoor.

Das ganze Wurzelsystem bildet ein grosses Netzwerk von schwarzen unverpilzten Wurzeln, welche mit braunen Wurzelhaaren besetzt sind.

Equisetaceae.

Equisetum hiemale L.

Garten der Landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.

An den Knotenpunkten der Internodien sitzen lange, braune Wurzelhaare.

Equisetum silvaticum L.

Humusboden bei Aschendorf. Diese Pflanze besitzt Knollen, welche reichlich mit braunen Wurzelhaaren besetzt sind, sonst wie bei Equisetum hiemale L.

Die Equiseten besitzen unverpilzte Wurzeln, welche ebenfalls an den Knotenpunkten entspringen.

Gramineae.

Zea mays L.

Im Moorboden kultivirt.

Triticum repens L.

Moorwiese.

Bei beiden waren Wurzelhaare vorhanden und die Wurzeln unverpilzt.

Cyperaceae.

Eriophorum angustifolium Rth.

Eriophorum latifolium Hoppe.

Eriophorum vaginatum L.

Hochmoor bei Papenburg.

Alle waren mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Cariceae.

Carex arenaria L. (Sandboden).

Carex disticha Huds.

Carex vulpina L.

Carex pulicaris L.

Carex flava L.

Moorwiese bei Papenburg.

Bei sämmtlichen waren Wurzelhaare vorhanden und die Wurzeln unverpilzt.

Liliaceae.

Narthecium ossifragum Huds.

Hochmoor bei Papenburg.

Es wurden viele Exemplare von den verschiedensten Standorten untersucht und die Wurzeln nie verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren befunden.

Orchideae.

Orchis maculata L. (Wiese).

Platanthera bifolia L. (Heide).

Bei Aschendorf.

Epipactis latifolia All.

Variatio viridans Crntz.

Herzoglich Arenberg Meppen'sche Forsten bei Herbrum.

Alle diese Pflanzen waren endotrophisch verpilzt. Rudimentäre Wurzelhaare sind vorhanden.

Araceae.

Calla palustris L.

Sumpfwiese bei Papenburg.

Wurzelhaare waren nicht vorhanden. Das Rhizom war mit über 40 cm langen, fadenförmigen, pilzfreien Wurzeln reichlich besetzt.

Myricaceae.

Myrica Gale L.

Hochmoor bei Papenburg.

In vielen Exemplaren untersucht, niemals verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren versehen vorgefunden.

Betulaceae.

Betula pubescens Ehrh.

Hochmoor bei Papenburg.

War ectotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Primulaceae.

Lysimachia vulgaris L.

Tegeler Wald.

Endotrophisch verpilzt und mit Wurzelhaaren in geringer Zahl versehen.

Lysimachia nummularia L.

Moorwiese bei Papenburg.

Besass reichlich Wurzelhaare und war unverpilzt.

Lentibuliaceae.

Pinguicula vulgaris L.

Moor bei Bokel bei Papenburg.

Niemals verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren versehen vorgefunden.

Labiatae.

Lycopus europaeus L.

Am Ufer von Gräben bei Papenburg.

Stets mit Wurzelhaaren und unverpilzt vorgefunden.

Scutellaria galericulata L.

Wuchs in verfaultem Holze, besass Wurzelhaare und war pilzfrei.

Galeopsis ochroleuca Lmk.

Waldhumus Bokel bei Papenburg.

Besass Wurzelhaare und war unverpilzt.

Rhinanthaceae.

Melampyrum pratense L.

Tegeler Wald und Johannisthal.

Pedicularis palustris L.

Moor bei Papenburg.

Rhinanthus minor L.

Moorwiese bei Papenburg.

Euphrasia officinalis L.

Euphrasia odontites L.

Steglitz.

Das Wurzelsystem ist bei allen auffallend schwach. Wurzelhaare sind meistens garnicht, oder doch nur sehr spärlich vorhanden. Die Rhinanthaceen besitzen für die Nahrungsaufnahme besondere Organe in den Haustorien.

Gentianaceae.

Gentiana Pneumonanthe L.

Moorwiese bei Papenburg.

Menyanthes trifoliata L.

Sumpfwiese. Bei beiden waren unverpilzte Wurzeln mit Wurzelhaaren vorhanden.

Monotropeae.

Monotropa hypopitys L.

Wald bei Johannisthal.

Wurzelhaare fehlen vollständig, die Wurzeln sind aber ektotrophisch verpilzt.

Ericaceae.

Calluna vulgaris Salisb.

Erica tetralix L.

Heide bei Papenburg.

Ledum palustre L.

Grunewaldmoor.

Alle endotrophisch verpilzt und wurzelhaarfrei.

Vaccineae.

Vaccinium uliginosum L.

Moorboden bei Bokel bei Papenburg.

Vaccinium myrtillus L.

Tegeler Wald.

Vaccinium Vitis idaea L.

Tegeler Wald.

Vaccinium oxycoccus L.

Hochmoor bei Papenburg.

Andromeda polifolia L.

Grunewald.

Die Wurzeln waren sammt und sonders endotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Compositae.

Taraxacum palustre D.C.

Hochmoor bei Papenburg.

Arnica montana L.

Heide bei Bokel bei Papenburg.

Senecio paluster D.C.

Hochmoor bei Papenburg.

Senecio jacobaea L.

Moorwiese. Dieselben waren alle mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Helichrysum arenarium L.

Heide bei Papenburg.

War endotrophisch verpilzt und besass Wurzelhaare in geringer Anzahl.

Umbelliferae.

Hydrocotyle vulgaris L.

Hochmoor bei Papenburg.

Niemals verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren befunden.

Rubiaceae.

Galium uliginosum L.

Galium palustre L.

Hochmoor bei Papenburg.

Mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Onagraceae.

Epilobium angustifolium L.

Epilobium palustre L.

Hochmoor bei Papenburg.

Beide endotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Rosaceae.

Potentilla Tormentilla Schrnk.

Hochmoor bei Papenburg.

Mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Comarum palustre, verschiedenen Standorten entnommen, stets unverpilzt und mit Wurzelhaaren befunden.

Rubus fructicosus L.

Hochmoor bei Papenburg.

Geum rivale L.

Waldhumus.

Dieselben waren endotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Papilionaceae.

Genista pilosa L.

Genista anglica L.

Heide bei Papenburg.

Mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Droseraceae.

Drosera rotundifolia L.

Drosera anglica Huds.

Drosera intermedia Hayne.

Hochmoor bei Papenburg und Grunewald.
Unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen.

Parnassia palustris L.

Wiese bei Johannisthal.
Unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen.

Violaceae.

Viola palustris L.

Viola canina L.

Grunewaldmoor. Pilzfrei und mit Wurzelhaaren versehen.

Ranunculaceae.

Caltha palustris L.

Ficaria ranunculoides Rth.

Die Wurzeln waren unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen.

Bei der Untersuchung der vorstehenden Pflanzen wurden vorzugsweise solche ausgewählt, welche auf Mooren häufig vorkommen. Jede Pflanze wurde auf Wurzelhaare und Verpilzung geprüft. Pflanzen, welche Wurzelhaare besitzen, sind im allgemeinen unverpilzt. Es kommen aber auch Pflanzen vor, die trotz der Wurzelhaare noch verpilzt sind, z. B. Orchideen. Calla palustris war weder mit Wurzelhaaren noch Pilzen versehen. Das Rhizom besass aber reichlich über 40 cm lange, fadenförmige Wurzeln. Im Wesentlichen kam ich bei den Untersuchungen der Wurzelpilze zu denselben Resultaten wie Frank[1]) und Schlicht[1]). Dass ich Wurzeln verpilzt fand, welche von Letzteren als pilzfrei befunden wurden und umgekehrt, bedarf keiner besonderen Erwähnung, da die Mycorhizen nicht an bestimmte Pflanzenfamilien gebunden sind, sondern die Verpilzung hauptsächlich von der Bodenbeschaffenheit abhängt. Durch Frank's Untersuchungen wissen wir, dass die Ericaceen alle verpilzt sind. Die Orchideen scheinen sich dieser Pflanzenfamilie anzuschliessen. Bei Epipactis latifolia konnte ich

1) l. c.

endotrophische Mycorhiza feststellen. Frank[1]) fand unter den Orchideen diese Pflanze und Listera ovata unverpilzt. Die Orchideen besitzen ziemlich dicke Wurzeln ohne jegliche Verzweigung. Wurzelhaare sind freilich vorhanden, doch sind dieselben so rudimentär, dass sie für die genügende Nahrungsaufnahme ungeeignet erscheinen. Als Pflanzen, bei denen man als Humuspflanzen wohl Verpilzung voraussetzen dürfte, welche ich aber stets unverpilzt und mit Wurzelhaaren vorfand, seien erwähnt: Eriophorum, Narthecium ossifragum, Myrica Gale, Pinguicula vulgaris, Hydrocotyle vulgaris und Drosera.

Die Sumpfpflanzen Menyanthes trifoliata, Caltha palustris und Comarum palustre waren mit Wurzelhaaren versehen.

Bei den meisten von mir untersuchten Wurzelhaaren fand ich die Membran cuticularisirt. Durch besonders stark cuticularisirte Membranen zeichneten sich die Wurzelhaare von Drosera, den Filicineen und Equiseten aus, sie widerstanden am längsten der Einwirkung von Chromsäure. Bei Equisetum silvaticum fand ich die ganze Knolle mit braunen Wurzelhaaren versehen und so fest mit mineralischen Bodenbestandtheilen verwachsen, dass es einer gewissen Kraftanwendung bedurfte, um die Knolle davon frei zu machen.

V. Schlusswort.

Seit Liebig haben sich die Ansichten über die Fruchtbarkeit des Humus vollständig geändert. Wenn man früher glaubte, dem Humus jegliche Fruchtbarkeit absprechen zu müssen, so weiss man heute, dass er für das Gedeihen der Pflanzen von grossem Nutzen ist. Die Lehre Liebig's, dass der Humus nicht die Ursache, sondern die Folge der Fruchtbarkeit sei, ist längst widerlegt. Auch für diejenigen Pflanzen, für welche der Humus kein directes Nahrungsmittel sein sollte, stellt er doch wenigstens eine werthvolle Quelle dar, aus welcher wichtige Nährstoffe zwar langsam, aber desto ausdauernder fliessen. Die organischen Stoffe erleiden im Boden eine fortwährende Zersetzung. Es findet eine langsame Verbrennung statt, wobei Kohlensäure frei wird, welche auf die sich im Boden

1) l. c.

findenden Alkalisalze aufschliessend wirkt. Auch die Stickstoffverbindungen sind im Boden einer fortwährenden Zersetzung unterworfen. Der als Ammoniak frei werdende Stickstoff verwandelt sich im Boden zu Salpetersäure, welche bekanntlich ein ausgezeichnetes Pflanzennahrungsmittel ist. Endlich wird der Humus selbst mineralisirt. Der Humus schützt also den Boden vor einer vollständigen Ausraubung der organischen Salze durch die Pflanzen.

Einen grossen Antheil an der schnellen Zersetzung der organischen Bodenbestandtheile haben die Pflanzen. Dieser den Landwirthen wohlbekannte Erfahrungssatz wird uns von der Wissenschaft vollauf bestätigt. Die Wurzeln scheiden ein Secret aus, welches sowohl für die mineralischen, als auch für die organischen Substanzen auflösende Kraft besitzt. Durch Sachs' Versuche wissen wir, dass die Pflanzen im Stande sind, auch im Wasser unlösliche Substanzen sich durch Säureausscheidungen nutzbar zu machen. Sachs liess die Wurzeln verschiedener Pflanzen, Bohnen, Mais, Weizen, Kürbis, Tropaeolum, Erbsen u. s. w., über Marmor-Dolomit-Magnesit-Osteolith-(Apatit-) Platten wachsen und fand nach einiger Zeit die Platten von den Wurzeln angeätzt. Dafür, dass die Wurzeln sich den organischen Substanzen gegenüber ebenso aufschliessend verhalten, scheinen die von mir beobachteten Beispiele von Zellmembranendurchbohrungen zu sprechen. Auch erhielt Molisch[1]) Corrosionsbilder auf Elfenbein- und Knochenplatten. Wenngleich es sich in diesen Fällen vorzugsweise um eine Auflösung von Kalksalzen handelte, so glaubt Molisch, dass gleichzeitig eine Auflösung der organischen Substanz stattfand, welches er aus den dunkleren Färbungen der betreffenden Wurzellinien im Vergleich zur Umgebung schliessen zu dürfen glaubt. Die Annahme Sachs'[1]), dass die Membranen der Wurzelhaare von einer sauren Flüssigkeit durchtränkt sind, ist von Molisch insofern bestätigt worden, als er an den Wurzelhaaren von Pflanzen, welche er in einem dunstgesättigten Raume zog, directe Ausscheidung in Tröpfchenform beobachten konnte, welche sauer reagirte. Es tritt also das von den Wurzeln ausgeschiedene Secret in das umgebende Medium über. Die reducirenden Eigenschaften des Wurzelsecrets erwähnt schon Sachs[2]).

1) l. c.

2) Experimental-Physiologie, p. 189.

Molisch[1]) will durch Versuche constatirt haben, dass das Wurzelsecret oxydirende Eigenschaften besitzt, nämlich leicht oxydable Substanzen, wie Guajak, Pyrogallussäure und vor allem Humus zu oxydiren. Von den Versuchen, welche Molisch ausführte, seien nur zwei erwähnt, weil fast alle Versuche in ähnlicher Weise ausgeführt wurden. Zwei Bohnenpflanzen wurden mit ihren Wurzeln in ein mit ca. 20 ccm destillirten Wassers versehenes kleines Becherglas getaucht, darin fünf Minuten belassen und sodann das Wasser mit Guajaklösung geprüft. Nach einer Minute wurde die Emulsion tief blau. Der andere Versuch wurde in folgender Weise ausgeführt. Molisch kultivirte Bohnen im Wasser und vertheilte eine bestimmte Menge des mit dem Wurzelsecret erfüllten Wassers auf drei Eprouvetten. Die erste Eprouvette wurde mit Moorerde, die zweite mit humusreicher Gartenerde, die dritte mit feinem Flusssand versetzt. Nach dem Durchschütteln wurden alle drei Proben mit Guajaklösung versetzt. Ausserdem wurden die einzelnen Proben zur Fernhaltung des atmosphärischen Sauerstoffs mit Olivenöl übergossen. Nach einer halben bis zwei Stunden konnte er folgendes Resultat beobachten. Probe 1 war unverändert, Probe 2 grünlich und Probe 3 tief blau. Offenbar hatten in Probe 1 und 2 die humösen Bestandtheile die Bläuung verhindert, da sie selbst den durch das Wurzelsecret in die Flüssigkeit gelangten Sauerstoff zur eigenen Oxydation verwandten.

Aus diesem letzten Versuch allein geht zunächst nur hervor, dass die humösen Bestandtheile begierig Sauerstoff anziehen, eine Eigenschaft, von der man in der Chemie bei Wasseruntersuchungen schon lange Gebrauch macht. Man versetzt Wasser zur Prüfung auf organische Substanzen mit Kaliumpermanganat-Lösung und beobachtet, in welchem Zeitraume die Reduction eintritt. Aus dem zuerst angeführten Versuch, bei welchem eine tiefe Bläuung des Wassers schon nach einer Minute eintrat, nachdem die Wurzeln nur fünf Minuten eingewirkt hatten, scheint hervorzugehen, dass durch das Wurzelsecret reichlich Sauerstoff in die Flüssigkeit gelangt war. Dieser Versuch gestattet noch immer den Einwand, dass die Bläuung des Guajaks gar nicht vom Wurzelsecret herrührt, sondern vom Sauerstoff, welchen das Wasser schon vorher absorbirt hatte.

1) l. c.

Enthält doch Wasser stets Sauerstoff in der gelösten Luft absorbirt. Ein Liter Wasser[1]) absorbirt

bei 0° C = 41 ccm Sauerstoff,
„ + 4° „ = 37 „ „
„ + 10° „ = 32 „ „
„ + 20° „ = 28 „ „

Die im Wasser aufgelöste Luft besteht nach Bunsen im Mittel aus 34,91 % Sauerstoff und 65,09 % Stickstoff.

Es liegt mir fern, die Richtigkeit der Molisch'schen Versuche zu bezweifeln. Da ich jedoch in der Molisch'schen Arbeit nirgends wo einen Parallelversuch erwähnt finde, aus dem hervorgeht, wie sich Wasser mit Wurzelsecret und wie sich Wasser ohne Wurzelsecret gegen Guajaklösung verhält, so habe ich einige der Molisch'schen Versuche mit dieser Ergänzung wiederholt, deren Resultate ich hier anführe. Zunächst muss ich bemerken, dass ich stets mit einer frisch bereiteten Guajaklösung arbeitete, deren Empfindlichkeit ich mit einer äusserst verdünnten Lösung von Kaliumpermanganat jedes Mal vorher prüfte.

1. Versuch. Hierzu wurde eine Hyacinthe benutzt, welche etwa fünf bis sechs Wochen in einem mit Berliner Leitungswasser gefüllten Glase gewachsen war. Die Zwiebel hatte zahlreiche Wurzeln getrieben, welche bis zum Boden des Gefässes (Hyacinthenglas) reichten. Eine Probe des benutzten Wassers und eine Probe desselben Wassers ohne Wurzelsecret wurde mit Guajaklösung versetzt. In beiden Flüssigkeiten traten schwache Bläuungen auf, welche sich aber von einander durch nichts unterschieden. Selbst nach einer Stunde war das Resultat noch ebenso.

2. Versuch. Eine Probe der Flüssigkeit aus einem Kulturgefässe mit zahlreichen achttägigen Pflanzen von Lepidium sativum wurde genau behandelt, wie bei dem vorigen Versuche. Das Resultat war wieder dasselbe, beide Flüssigkeiten wurden schwach blau. Versuche mit Wurzeln von Pisum sativum verliefen ähnlich. Luftwurzeln von Philodendron pertusum, welche ich eine viertel Stunde im Wasser tauchen liess, schienen etwas Sauerstoff an das Wasser abgegeben zu haben, wenigstens bläute sich das betreffende Wasser mit Guajak etwas stärker, als dasselbe Wasser ohne Wurzelsecret.

---

1) Ernst Schmidt, Pharmaceutische Chemie.

Auch wurden Versuche in der Weise ausgeführt, dass ich die Wurzeln der eben erwähnten Pflanzen eine bestimmte Zeit, etwa eine viertel bis eine halbe Stunde, im Wasser beliess, und dann das Wasser mit Guajaklösung prüfte. Ich erhielt stets nur schwache Bläuungen.

Ferner wurde noch folgender Versuch gemacht. Eine Probe Berliner Leitungswasser wurde mit Moorboden und Guajak versetzt; eine andere mit feinem Flusssand und Guajak. Die erste Probe blieb vollkommen unverändert, die zweite Probe mit Flusssand wurde schwach blau.

Aus den zuerst angeführten Versuchen geht hervor, dass die Bläuung der Guajaklösung eben so gut von dem schon ursprünglich im Wasser enthaltenen Sauerstoff, als durch das Wurzelsecret veranlasst worden sein kann. Der letzte Versuch beweist nur, dass die humösen Bestandtheile begierig Sauerstoff anziehen.

Wenngleich Versuche, chlorophyllhaltige Pflanzen mit Humuslösungen zu ernähren, manchmal ungünstige Resultate[1]) lieferten, so sind uns andererseits auch Versuche bekannt, welche sehr gute Erfolge aufzuweisen hatten. Bei den Versuchen der ersteren Art gelangten die Pflanzen meistens nicht zur vollen Entwicklung oder verkümmerten frühzeitig. Zu diesen Versuchen wurden sowohl Lösungen aus künstlichem Humus benutzt, wie auch aus natürlichem. Den künstlichen Humus bereitete man mit Hülfe von Alkalien und nachherige Füllung mit Säuren. Aus diesen letzteren Versuchen mit künstlichem Humus geht nicht hervor, wie die Pflanzen sich verhalten würden, wenn ihnen gleichzeitig anorganische und organische Substanzen geboten würden.

Es ist ja auch nicht gleich, ob man Pflanzen in Humuslösung nach Art der Wasserkulturen zieht, oder ob man etwa Sand anwendet und letzteren mit Humuslösung begiesst. Im ersteren Falle[2]) wird sowohl das Längenwachsthum wie die Wurzelhaarbildung beeinträchtigt. Auch unterbleibt die Wurzelhaarbildung häufig ganz. Im anderen Falle kann man durch richtiges Begiessen den Boden immer auf einen bestimmten Feuchtigkeitsgrad erhalten. Unter

1) Solche Versuche führten u. A. aus: Hartwig Liebig, Chemie u. s. w., 1840, p. 192. Saussure, Rech. chimiques, 1842. Unger, Flora, 1842, p. 241. Wiegmann, Botan. Ztg., 1843, p. 801. Trinchinetti, ebenda, 1845, p. 112.

2) Vergl. p. 294.

diesen Umständen ist die Wurzelhaarbildung nicht gehemmt. Die Wurzelhaare sind Ausstülpungen der Epidermiszellen. Wenn man sich vorstellt, in welch' grosser Anzahl die Wurzelhaare entstehen, so leuchtet es ein, dass auf diese Weise die Epidermis bedeutend vergrössert wird. Aus diesem Grunde scheinen mir die Sandkulturen, welche mit Humuslösung begossen wurden, bedeutend im Vortheil, wie aus dem nachfolgenden Versuche von Frank[1]) hervorgeht. Zwei gleich grosse Kulturgefässe mit einem natürlichen, humusfreien Sandboden, in denen Hafer wuchs, wurden mit Humusextractlösungen begossen. Die Lösungen[2]) wurden in der Weise bereitet, dass der Humus zunächst im Dampfbade aufgeschlossen wurde. Bei der einen Pflanze gelangte die Extractlösung direct zur Verwendung; bei der anderen hingegen wurde die im Wasser gelöste Asche einer gleich grossen Extractmenge angewandt. Es trat nun folgende Erscheinung ein: die Pflanzen, welche den Humus in organischer Form bekamen, lieferten 27,5 g, die anderen Pflanzen dagegen, welche nur die Aschenbestandtheile erhielten, lieferten 10,1 g Erntegewicht.

Von einigen Pflanzen, z. B. Pferdebohnen, Hafer und andere Getreidearten, Polygonum persicaria, Beta vulgaris u. s. w., hat man constatirt, dass sie Humuslösungen absorbirten und zur normalen Entwickelung gelangten. Franz Schultze[3]) liess z. B. junge Runkelrübenpflanzen einen humushaltigen Extract aussaugen und konnte schon nach zwei Stunden nachweisen, dass die verbrennliche Substanz in der Lösung abgenommen hatte.

Endlich kann das günstige Resultat, welches mit den Wasserkulturen mit anorganischen Stoffen erzielt wurde, doch nicht zu Ungunsten des Humus angeführt werden. Durch die Wasserkulturen wird bewiesen, dass die Pflanzen im Stande sind, sich mit einer bestimmten Anzahl von anorganischen Salzen vollständig zu ernähren. Auch diese Versuche lehren uns nicht, wie die Pflanzen sich bei gleichzeitiger Darbietung von anorganischen und organischen Nahrungsstoffen verhalten.

Die Humustheorie hat einen wesentlichen Stützpunkt erhalten durch die Entdeckung der Mycorhizen. Wir wissen, dass gerade

---

1) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, p. 135.
2) Vergl. p. 289.
3) Chemie, Bd. II, p. 582. 3. Aufl. von Hübner.

die Humusbewohner und gewisse Baumarten, vor allem die Cupuliferen sich nicht selbständig ernähren, sondern sich der Pilze zu ihrer Ernährung bedienen, welche bei ihnen Ammendienste leisten. Der Mycorhizapilz entwickelt sich nur in einem humushaltigen Boden, im Sandboden oder gar im Wasser gedeiht er nicht. Dass aber auch die Pflanzenwurzeln ohne Pilzhülfe im Stande sind, Humus zu verarbeiten, glaube ich durch vorstehende Untersuchungen bewiesen zu haben.

Durch diese Ausführungen kann und soll selbstverständlich nicht bestritten werden, dass die anorganischen Stoffe auch werthvolle und oft allein ausreichende Nahrungsmittel für die Pflanzen sind, sondern es sollten nur die organischen Substanzen als Nährstoffe für die Pflanzen in das rechte Licht gestellt werden. Und somit können wir unsere jetzigen Ansichten über den Werth der organischen Substanzen in folgende kurze Sätze zusammenfassen.

1. Die pflanzlichen und thierischen Substanzen sind für das Gedeihen der Pflanzen von hoher Bedeutung, weil sich aus ihnen allein der Humus bilden kann. Der Humus verändert die physikalischen Eigenschaften des Bodens bedeutend. Er macht den Boden lockerer und für Wasser aufnahmefähiger.

2. Die Pflanzenwurzeln verhalten sich in einem humusreichen Boden anders als in einem humusarmen. Die Wurzeln sind bestrebt, den Humus nach allen Richtungen auszubeuten und entwickeln desshalb in ihm ein sehr reich verzweigtes Wurzelsystem.

3. Nur in einem humushaltigen Boden entwickelt sich der so wichtige Mycorhizapilz.

4. Von einigen chlorophyllhaltigen Pflanzen wissen wir, dass sie mit organischen Resten durch Haustorien verwachsen und dieselben behufs ihrer Ernährung aussaugen. (Melampyrum pratense, Pedicularis palustris.)

5. Die Pflanzen sind im Stande, organische Substanzen, als Blätter, Holz, Borke u. s. w., auch dadurch für sich zu verwerthen, dass sie durch ihre Wurzeln die Zellmembranen dieser Körper durchbohren, also auflösen, und so von Zelle zu Zelle wandern.

Figurenerklärung.

Tafel VI.

Fig. 1. Ein Längsschnitt durch humificirtes Coniferenholz, worin Rhizinen von Moosen (Bryineen) gewachsen sind. Die dunkel gehaltenen sind die älteren Rhizinen, die helleren sind die jüngeren. Es sind absichtlich nicht alle Rhizinen gezeichnet worden, um das Bild dadurch nicht undeutlich zu machen. 120 fach vergrössert.

Fig. 2. Ein Stück desselben Holzes stärker vergrössert. In der Zelle A B geht eine Rhizine von unten durch einen Tüpfel und durchbohrt dann noch zweimal die Zellwand dieser Zelle. In der benachbarten Zelle C D sind drei Rhizinen eingedrungen. 700 fach vergrössert.

Fig. 3. Querschnitt durch humificirtes Coniferenholz, worin Pflanzenwurzeln gewachsen sind, bei a, b, c sind die Wurzeln getroffen. Bei c ist eine junge Wurzel in eine einzelne Zelle eingedrungen und hat deren Wandungen theilweise resorbirt. Die Wurzeln a und c gehen durch das Frühlingsholz F. Die Wurzel b geht auch noch durch das Herbstholz H. m Markstrahlen. Die Wurzeln a und b sind von einem schwarzen oder braunen Hof umgeben, herrührend von humificirten Holzzellen. 100 fach vergrössert.

Fig. 4. Querschnitt durch humificirtes Coniferenholz, welches von einer Wurzel durchwachsen ist. Durch das Dickenwachsthum der Wurzel sind die Zellen gewaltsam bei Seite gedrängt, so dass die Zelllumina die sonderbarsten Formen erhalten haben. Die der Wurzel angrenzenden Zellen sind der Humification schon anheim gefallen, daher ist sie von einem schwarzen Hof umgeben. m Markstrahl. 125 fach vergrössert.

Fig. 5. Sphagnumzellen von einem Wurzelhaar von Drosera rotundifolia durchbohrt. A B das Wurzelhaar, bei A ist die Spitze des Wurzelhaares. Das Wurzelhaar tritt in Zelle I bei x ein und verlässt die Zelle bei y durch eine ringförmige Oeffnung einer Luftzelle, um bei z in Zelle II einzutreten. Die Chlorophyllzelle der Zelle III ist bei z vom Wurzelhaar durchbohrt, indem die Zellmembranen aufgelöst worden sind. Nur die dunkel gehaltenen Theile des Wurzelhaares sind in die Zellen eingedrungen, der hellere Theil befindet sich unterhalb der Sphagnumzelle. 250 fach vergrössert.

Fig. 6. Ein Stück einer Wurzel von Melampyrum pratense mit einem kleinen Aestchen aus Waldhumus vermittelst eines Haustoriums verwachsen. Die Wurzel von Melampyrum ist roth gehalten, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 sind Haustorien, welche noch kein Nährobject gefunden haben. Bei y ist der Contact mit dem Nährobject hergestellt. Nach der Natur gezeichnet in ca. 5 facher Vergrösserung.

Fig. 7. Ein Stück einer Wurzel von Pedicularis, in derselben Weise wie Melampyrum mit einem todten Rhizom einer Graminee verwachsen. Nach der Natur gezeichnet in ca. 5 facher Vergrösserung.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XXIV.

Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen.

Von

Barthold Hansteen (Christiania).

Mit Tafel VII—X.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden während des Jahres 1891, theils unter der werthvollen Leitung des Herrn Dr. N. Wille auf der landwirthschaftlichen Hochschule zu Ås bei Christiania, theils unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. Torup auf dem physiologischen Institute zu Christiania ausgeführt, und beziehen sich auf Pelvetia canaliculata (Dcsne.) Thuret, Sargassum bacciferum (Tur.) J. Ag. und Fucus serratus L.

Das Material von Pelvetia wurde während einer algologischen Stipendienreise, die ich mit Unterstützung von Seiten der Universität zu Christiania an der Westküste Norwegens im Sommer 1890 unternahm, bei Hisken, ein wenig nördlich von Stavanger, gesammelt und in Spiritus aufbewahrt.

Das Material von Sargassum wurde mir gütigst von Herrn Cand. jur. Oedegård überlassen. Die Art habe ich nicht sicher bestimmen können, da das im Spiritus aufbewahrte Material nur aus kleineren sterilen Thallusästen bestand. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist es jedoch der gewöhnliche Sargassum bacciferum (Tur.) J. Ag.

Die Untersuchung über Fucus serratus L. lenkte meine Aufmerksamkeit besonders auf die lichtbrechenden, kugeligen Gebilde hin, die als ein constanter Zellenbestandtheil bei sämmtlichen Fucoideen nachzuweisen und zweifellos als das erste sichtbare Assimilationsproduct aufzufassen sind.

Die Ergebnisse der Untersuchungen, die über die chemische Natur, die Entstehung und die Bedeutung dieser Körperchen im Organismus der Fucoideen angestellt wurden, zeigten mir sämmtlich, dass die Körperchen aus einem neuen, eigenthümlichen Kohlenhydrat von der Gruppe $(C_6H_{10}O_5)n$ gebildet werden.

Es ist mir hier zugleich eine angenehme Pflicht, meinen aufrichtigsten und ergebensten Dank den Herren Prof. Dr. Torup und Dr. N. Wille abzustatten für die werthvolle Hülfe, welche sie mir gütigst unter der Arbeit leisteten. Auch an den Assistenten an dem Institute Herrn Dr. phil. Bödker reiche ich einen besonderen Dank.

Das physiologische Institut zu Christiania Ende Februar 1892.

I. Zur Anatomie von Pelvetia und Sargassum.

1. Pelvetia canaliculata (L.) Dcsne. et Thuret.

Pelvetia canaliculata bildet an der Westküste Norwegens eine besondere, gewöhnlich fussbreite, überwiegend in horizontaler Richtung ausgedehnte Algenformation[1]) an der obersten Fluthgrenze.

Wie andere Fuceen ist sie am häufigsten an solchen Localitäten, die vor dem offenen Meere geschützt liegen und wo der Boden harter Felsengrund ist.

Ueberaus wenig ist Pelvetia bisher zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden, zugleich gelten die gemachten Beobachtungen hauptsächlich nur dem äusseren Bau und dem Spitzenwachsthum des Thallus.

Kützing[2]) giebt zwar eine Abbildung von Pelvetia, die aber wenig naturgetreu ist.

1) cfr. B. Hansteen, Algeregioner og Algeformationer ved den norske Vestkyst; Nyt Magazin for Naturvidenskaberne XXXII, p. 351.

2) Fr. Kützing, Tabulae phycologiae Bd. X, tab. 14.

Kny[1]) spricht kurz über echte Dichotomie bei Fucus und Pelvetia, und an einer anderen Stelle über das Spitzenwachsthum bei denselben.

Thuret[2]) spricht von den reproductiven Organen bei Pelvetia, und nebst sehr schönen Abbildungen von diesen bildet er auch die Pflanze selbst sehr treffend in natürlicher Grösse ab.

Am eingehendsten sind die Untersuchungen Oltmanns[3]), indem dieser Autor nebst einer ausführlichen Schilderung des Spitzenwachsthums bei dem Pelvetia-Thallus auch eine sehr übersichtliche Darstellung der Anordnung der verschiedenen Gewebeelementen gegeben hat. Auch spricht er über die Bildung der Haftscheibe sowie auch über die jungen Keimungsstadien.

Jedoch geht er auf den Bau der einzelnen Zellen nicht weiter ein und behandelt auch nicht die Gewebesysteme in anatomisch-physiologischer Beziehung. Dies würde daher die Aufgabe vorliegender Untersuchungen über Pelvetia sein.

Mit Bezug auf den Bau des Thallus stimmt Pelvetia nicht ganz mit Fucus überein; denn bei jener fehlt ganz und gar die Mittelrippe, die, deutlich differenzirt, den Fucus-Thallus durchzieht; auch zeigt der Pelvetia-Thallus, besonders in seinen niederen Theilen, einen deutlich halbmondförmigen Durchschnitt.

Indessen theilt sich der Thallus wie bei Fucus regelmässig dichotom und wächst, wie es schon Kny[4]) und Oltmanns[5]) betont haben, durch eine ausgeprägte Scheitelzelle, die in einer Scheitelgrube liegt, deren Richtung parallel der Thallus-Oberfläche liegt. Nach den Angaben Kny's und Oltmanns' ist die Scheitelzelle bald eine dreiseitige, bald, und besonders im späteren Alter, eine vierseitige; bald theilt sie sich auf die eine, bald auf die andere Weise,

1) Kny, Botanische Zeitung 1875, p. 450. — Sitzungsberichte d. Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1872, p. 5 und 9.

2) Thuret, Etudes phycologiques. Paris 1878, p. 45—47. Pl. XXI—XXIII.

3) Fr. Oltmanns, Beiträge z. Kenntniss d. Fucaceen. Bibliotheca botanica, Heft 14.

4) Kny, l. c. p. 27.

5) Oltmanns, l. c.

doch so, dass der gewöhnliche Theilungsmodus dem bei Fucus gleicht, indem zuerst ein Segment parallel der Grundfläche („Basalsegment" nach Oltmanns) abgeschnitten wird, dann Segmente, die theils parallel der Thallus-Oberfläche, theils vertical zu dieser verlaufen. („Flächensichtige" und „randsichtige" Segmente.)

Aus den Theilungen dieser so gebildeten Segmente entstehen nun, wie bei Fucus, drei von einander physiologisch verschiedene primäre Gewebe, die von Oltmanns[1]) nur topographisch bezeichnet sind, indem er sie resp. Aussenrinde, Innenrinde und Füllgewebe benennt. Dieselben Gewebe bei Fucus sind ähnlicher Weise schon früher von Reinke[2]) topographisch bezeichnet; er spricht von Epidermis, primäre Rinde und Füllgewebe.

Indessen hat Wille[3]) andere Benennungen eingeführt, die auf die physiologische Function der verschiedenen Gewebe Rücksicht nehmen.

Die Aussenrinde Oltmanns' oder die Reinke'sche Epidermis wird von ihm, da sie reich an assimilirenden Phaeoplasten[4]) ist, als Assimilationssystem, das Füllgewebe, da seine Zellen leitend sind, als Leitungssystem und die secundären Hyphen, die aus den „Füllgewebzellen" entspringen, als mechanisches System bezeichnet.

Diese physiologisch-anatomische Eintheilung ist später auch von Kjellman[5]) befolgt worden.

Für die Oltmanns'sche Innenrinde ist weder von Wille noch von Kjellman eine Benennung oder Function angeführt worden; da aber das später zu erwähnende Fucosan, das erste scheinbare Assimilationsproduct bei den Fucoideen, während der Ruheperiode in den Zellen dieses Gewebes aufgespeichert wird, und da diese Zellen immer recht grosslumig sind, scheint es mir höchst wahr-

1) Oltmanns, l. c.

2) J. Reinke, Beiträge zur Kenntniss der Tange. Pringsheim's Jahrbücher f. wissenschaftliche Botanik, Bd. X, p. 326 ff.

3) N. Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomie; Kgl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Band 21, No. 12, p. 40 ff.

4) cfr. F. W. Schimper, Untersuch. über d. Chlorophyllkörp. und d. ihnen homologen Gebilde. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XVI, p. 34.

5) F. R. Kjellman, Handbok i Skandinaviens Hafsalgflora. I. Fucoideae. 1890.

scheinlich, dass die Hauptfunction dieses Gewebes eine aufspeichernde ist und also ganz analog dem von Wille[1]) bei einigen Florideen nachgewiesenen „Magasineringssystem“ oder Speicherungsgewebe aufzufassen ist.

In Folgendem werde ich deshalb die erwähnten Gewebesysteme unter den Namen: 1. Assimilationssystem, 2. Speicherungssystem, 3. Leitungssystem und 4. mechanisches System jedes für sich eingehender beschreiben.

a) Das Assimilationssystem.

Wegen ihrer einschichtigen, im Gegensatz zu den inneren Gewebezellen stark phaeoplastenhaltigen und in radialer Richtung gestreckten Assimilationszellen muss Pelvetia, wie die übrigen Fuceen, unter den Chorda-Typus, den Wille[2]) aufstellt, eingereiht werden.

Taf. VII, Fig. 1 zeigt in Flächenansicht das Assimilationssystem aus einer mittleren Thalluspartie. Die einzelnen Zellen sind beinahe kreisrund und stehen nicht besonders dicht zusammengedrängt, sondern — weil die Mittellamellen stark aufgequollen sind und einen structurlosen Gallert bilden — in einem verhältnissmässig lockeren Verbande. Die Wände sind stark verdickt, lichtbrechend und wasserarm, im Gegensatz zu den wasserreichen Mittellamellen. Eine weitere Schichtung war nicht zu beobachten.

Da der Thallus in seinen mittleren und unteren Partieen mit dem zunehmenden Alter einen beträchtlichen, später zu erwähnenden secundären Zuwachs an Dicke erfährt, müssen auch die sich hier befindenden Assimilationszellen — die jedoch zuletzt abgeworfen werden, um von secundären Assimilationszellen ersetzt zu werden —, um Schritt damit halten zu können, sich häufig theilen, wie Fig. 1, Taf. VII deutlich zeigt.

Diese Theilungen, durch welche das ganze Assimilationssystem seine Fläche vergrössert, verlaufen zwar senkrecht gegen die Oberfläche des Thallus, sonst aber ziemlich regellos.

1) Wille, l. c. p. 63 und Beiträge z. Entwickelungsgesch. d. physiolog. Gewebesysteme bei einigen Florideen. Nova Acta d. ksl. Leopold-Carol. Deutschen Akademie d. Naturforscher, Band LIII, No. 2.

2) N. Wille, Bidrag u. s. w., p. 54.

Die einzelnen Zellen stehen (Taf. VII, Fig. 1) durch Poren miteinander in Verbindung. Diese haben ganz denselben Bau, den Wille[1]) bei Delesseria sinuosa abbildet, indem sie nämlich einen engen Canal bilden, der plötzlich bei der Grenzmembran, die die Poren der beiden Nachbarzellen trennt, ein wenig erweitert ist. Diese erwähnte Grenzmembran ist aber deutlich durch zahlreiche, unermesslich feine Löcher, die aller Wahrscheinlichkeit nach von feinen Protoplasmafäden durchzogen sind, perforirt.

Da die Poren alle durch die Zelltheilungen entstanden zu sein scheinen, sind sie also als primäre zu bezeichnen.

Eine Flächenansicht des Assimilationssystemes in der unmittelbaren Nähe der Haftscheibe oder in dieser selbst zeigt keinen bedeutenden Unterschied von den oben erwähnten mittleren Thalluspartieen. Die Zellwände sind vielleicht ein wenig dicker und zeigten besonders bei Zusatz von concentrirtem Glycerin eine deutliche Schichtung aus wasserarmen und wasserreichen Schichten. Die tangentialen, primären Poren sind zahlreich und wegen der stark verdickten Wände sehr hervortretend.

Dagegen giebt ein Flächenschnitt aus den obersten Thalluspartieen, dicht unter den obersten Verzweigungen, ein ganz anderes Bild. Das Assimilationssystem bildet hier ein sehr kleinzelliges Gewebe, dessen Zellen dicht aneinander schliessen und durch den dadurch entstandenen gegenseitigen Druck eine polygonale Form erhalten. Die radialen Wände sind nicht stark verdickt, sondern ganz dünn, scharf doppelt contourirt und stark lichtbrechend. Die Mittellamellen sind so wenig hervortretend, dass sie oft erst durch Behandlung mit Quellungsmitteln, z. B. verdünnte Natronlauge, zum Vorschein gebracht werden können.

Porenverbindungen in tangentialer Richtung giebt's hier nicht. Sie sind ja auch ganz überflüssig, da die Wände, wie erwähnt, noch so dünn sind, dass der Stoffaustausch ohne solche Communicationswege ohne Schwierigkeit stattfinden kann.

Zahlreiche, gegen einander senkrechte Theilungen lassen sich dagegen leicht nachweisen und verlaufen oft so regelmässig, dass die Zellen regelmässige Reihen bilden, die geradlinig herunter ver-

1) Wille, Beiträge u. s. w., Tab. IV, Fig. 31.

laufen. Indessen können die Zellen sich auch unregelmässig theilen, wodurch die Zellreihen nicht mehr deutlich hervortreten.

Auf dem radialen Längsschnitte zeigen die Assimilationszellen im Grossen und Ganzen dieselbe Form und Bau in den verschiedenen Thallustheilen. In den oberen Theilen liegen sie nur dichter aneinander als in den unteren. Wie bei den anderen Fuceen ist das Assimilationssystem bei Pelvetia einschichtig [cfr. Kjellman[1])], und die Assimilationszellen sind so stark in radialer Richtung gestreckt, dass ihre Längsachse bis zweimal so gross als ihre Breitenachse wird. Wie bei Fucus ist ihre Gestalt eine mehr oder weniger rectanguläre, oft nach Innen zu birnenförmig ausgezogen (Taf. VII, Fig. 4). Die radialen Wände sind allerdings weniger verdickt als die Aussenwände, die stark nach Aussen gewölbt sind und eine deutliche Schichtung von dunkleren und helleren Schichten zeigen. Dies weicht von den Reinke'schen Angaben über die Verhältnisse bei Fucus vesiculosus ab, indem Reinke[2]) nämlich schreibt: „Die Aussenwände der Epidermiszellen sind leicht convex nach Aussen gewölbt, dabei von geringer Dicke und lassen keine deutliche Structurverschiedenheit erkennen."

Er sagt aber ferner[3]): „Die cuticularartig zusammenhängenden Aussenwände sind von ähnlich schleimgallertartiger Consistenz wie die Innenrinde. Die ganze Aussenfläche der Epidermis ist mit einer feinkörnigen, schleimigen Masse bedeckt, welche in organischer Detritus zu sein scheint." Taf. VII, Fig. 4 zeigt, dass diese Verhältnisse ganz dieselben bei Pelvetia sind. Die nach Aussen gewölbten Aussenwände hängen „cuticularartig" zusammen und gehen allmählich in eine schleimige Masse über, die nach Aussen mehr oder weniger scharf contourirt sein kann und die das ganze Assimilationssystem wie ein Mantel bedeckt und besonders die Scheitelgrube, in welcher die Scheitelzelle liegt, erfüllt.

Zwischen den einzelnen Assimilationszellen sind die Mittellamellen mehr oder weniger stark aufgequollen (Taf. VII, Fig. 2, 3 und 4), doch stets scharf contourirt. Nach Innen zu verhalten sie sich ganz wie bei Fucus vesiculosus, indem, wie Reinke[4]) an-

1) Kjellman, l. c. p. 4.
2) Reinke, l. c. p. 327.
3) Reinke, l. c. p. 327.
4) Reinke, l. c. p. 326.

giebt, „sie auf der Grenze der subepidermalen Rindenschicht sich ungemein verbreitern und unmittelbar in die knorpelig-gallertartige, sogenannte Intercellularsubstanz übergehen.“

Die Assimilationszellen stehen mit den unmittelbar hinter ihnen liegenden Speicherungszellen durch Poren in Verbindung (Taf. VII, Fig. 4). Die Poren haben alle die oben erwähnte Gestalt und sind von primärem Ursprung.

Ausser durch die erwähnten antiklinen Theilungen, theilen sich die Assimilationszellen auch häufig durch perikline, wodurch allmählich Speicherungszellen nach Innen zu abgesetzt werden (Taf. VII, Fig. 4).

In morphologischer Hinsicht ist daher kein scharfer Unterschied zwischen den Zellen des Assimilationssystemes und des Speicherungssystemes und auch nicht zwischen diesen letzteren und den Zellen des Leitungssystemes. Denn dadurch, dass die Speicherungszellen nach Innen zu immer mehr langgestreckt werden, gehen sie zuletzt ganz unmerkbar und successive in die centralen, langgliedrigen Leitungszellen über.

Die Fig. 2 und 3, Taf. VII stellen radiale Längsschnitte durch die Haftscheibe dar. Das Assimilationssystem besteht hier aus grossen, rundlichen, mit sehr dicken, deutlich geschichteten Wänden versehenen Zellen. An einzelnen Stellen liegen die Zelllumina durch die hier stark aufgequollenen Mittellamellen weit von einander entfernt (Taf. VII, Fig. 2), an anderen Stellen dagegen (Taf. VII, Fig. 3) dicht aneinander gedrängt.

Zwischen den zahlreichen mechanischen Hyphenzellen, die, wie bei den übrigen Fuceen, den Hauptbestandtheil der Haftscheibe ausmachen, scheidet man sogleich solche Hyphen aus, die senkrecht zur Oberfläche laufen und hier mit den Assimilationszellen in Verbindung stehen (Taf. VII, Fig. 2).

Es erheben sich jetzt folgende Fragen: Sind die Assimilationszellen entstanden aus den äussersten Gliedern der senkrecht zur Oberfläche laufenden Hyphen, die isodiametrisch werden, sich mit phaeoplastenreichem Inhalte füllen und sich in dieser Weise zu secundären Assimilationszellen umgestalten?

Oder sind es die primären Assimilationszellen selbst, die diese Hyphen aussenden? Vielleicht finden auch beide Möglichkeiten statt?

Oltmanns, der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, sagt[1]) hierüber: „Während die im Innern der Haftscheibe verlaufenden Hyphen sehr langgliedrig sind, haben die zur Aussenfläche derselben senkrecht stehenden, wo sie sich der Oberfläche nähern, sehr kurze, fast isodiametrische Glieder, welche auch dünnwandiger sind und viele Phaeoplasten enthalten; sie schliessen eng aneinander und bilden somit für die Oberseite der Haftscheibe eine pseudoparenchymatische Rindenschicht, die um so deutlicher hervortritt, als diese peripheren Hyphenenden noch Längstheilungen erfahren."

„So entsteht ein flach-konischer, compacter Körper, die Haftscheibe, deren Festigkeit noch dadurch erhöht wird, dass nun auch senkrecht zu der ursprünglichen radialen Richtung der Hyphen andere auftreten (wahrscheinlich Zweige der primären), welche bis an den Kegelmantel verlaufen und zu diesem senkrecht stehen."

„Das Dickenwachsthum geht von Statten durch Einschiebung neuer Hyphen zwischen die alten im Innern des Haftorgans und auch in der Rindenschicht. In letzterer sieht man zwischen den älteren, oft mit gebräunten Wänden versehenen Zellen nicht selten Complexe von jüngeren, welche ziemlich unzweifelhaft aus einer Hyphe hervorgegangen sind, die zwischen die älteren sich eindrängte und dann getheilt wurde."

Radiale Längsschnitte durch ältere, beinahe ausgewachsene Haftscheiben zeigen nun Folgendes: Mehrere im Innern der Haftscheibe verlaufende Hyphen verästeln sich, und die Aeste laufen senkrecht zur Oberfläche — ehe sie aber an diese gelangen, können sie sich häufig noch ein- oder mehrmals verästeln — und nachdem ihre äussersten Glieder durch häufige Quertheilungen isodiametrisch geworden sind, erfüllen sie sich reichlich mit Phaeoplasten und werden so assimilationsfähig. Alles dies stimmt also ganz mit den Oltmanns'schen Angaben überein. Indessen hat Oltmanns nicht auf eine andere, sehr hervortretende Erscheinung aufmerksam gemacht, eine Erscheinung, die ebenso häufig ist als die bereits angegebene.

Taf. VII, Fig. 4 zeigt nämlich, dass die auf die angegebene Weise gebildeten Assimilationszellen wieder zu Hyphen auswachsen können. Diese können sich in verschiedener Weise entwickeln.

---

1) Oltmanns, l. c. p. 71.

Entweder wachsen sie gerade ins Innere der Haftscheibe. Indem sie sich oft verästeln und sich zwischen den anderen, bereits vorhandenen Hyphen schlängeln, wird dadurch die Haltbarkeit der ganzen Scheibe in hohem Grade erhöht. Oder sie können sich wieder — jedoch selten — durch Kurzwerden ihrer Glieder und dadurch, dass diese sich mit Phaeoplasten erfüllen, zu Assimilationszellen umgestalten.

Die in dieser Weise secundär gebildeten Assimilationszellen theilen sich weiter durch häufige antikline und perikline Wände. Durch die ersteren wird die Zahl der oberflächlichen Zellen vergrössert, aber während durch die letzteren Theilungen immer neue nach Innen zu abgesetzt werden, werden die äusseren immer abgeworfen.

Die Poren zwischen ihnen zeigen nicht die für die früher erwähnten Poren charakteristische Gestalt. Sie sind viel breiter und nicht an den gegen einander stossenden Enden aufgeschwollen.

In den dicht über der Haftscheibe liegenden Theilen, wie in der Haftscheibe selbst, wird das alte primäre Assimilationssystem allmählich abgeworfen, um mit einem secundären, dessen Bildung unter dem Speicherungssysteme behandelt werden wird, ersetzt zu werden.

Gewöhnlich stehen zwei Assimilationszellen mit nur einer Speicherungszelle durch Poren in Verbindung; dies hängt offenbar damit zusammen, dass während die Assimilationszelle sich zweimal theilt, theilt sich die Speicherungszelle nur einmal (Taf. VII, Fig. 7).

Phaeoplasten sind in reichlicher Menge in den Assimilationszellen vorhanden. Ihre Gestalt ist rundlich, scheibenförmig und die Farbe dunkelbraun.

Schnitte durch lebendes Material von Fucus serratus zeigten, dass die Assimilationszellen hier während der Winterzeit ausser mit Phaeoplasten auch mit aufgespeicherten Assimilationsproducten (dem später zu erwähnenden Fucosan) erfüllt waren, so dass man annehmen müsse, dass sie auch die Nebenfunction haben, als Speicherungszellen zu fungiren. Eine ähnliche Nebenfunction kann man gewiss mit gutem Rechte auch den Assimilationszellen bei Pelvetia, wie bei den übrigen Fuceen überhaupt zuschreiben, obwohl dies nicht direct an dem Spiritusmateriale, welches ich zu meiner Verfügung hatte, nachgewiesen werden konnte.

b) Das Speicherungssystem.

Unmittelbar unter dem Assimilationssysteme liegt bei Pelvetia, wie bei den übrigen Fuceen [cfr. Oltmanns[1]), Reinke[2]) und Th. Hick[3])] ein Gewebe, dessen Zellen in Bezug auf Bau und Gestalt eine Zwischenform zwischen den Assimilationszellen und den ganz central liegenden, langgestreckten Leitungszellen bilden.

Wie es bereits betont ist, wurde dieses Gewebe bisher niemals mit einem physiologisch-anatomischen Namen bezeichnet, sondern nur ganz topographisch, indem es Oltmanns „Innenrinde", Reinke „primäre Rinde" nennt, und endlich ist es von Hick bei Ascophyllum nodosum ganz einfach mit dem Namen „Cortex" belegt.

Indessen kann ich, gestützt auf Untersuchungen an lebendem Material von Fucus serratus, während der Winterzeit genommen, mit Sicherheit behaupten, dass die physiologische Hauptfunction dieses Gewebes die aufspeichernde ist, dass das ganze Gewebe also als ein Speicherungssystem zu betrachten ist.

Ein radialer Längsschnitt durch die mittleren Thallustheile (Taf. VII, Fig. 4) zeigt, dass das Speicherungssystem hier aus etwa sechs Zellschichten besteht. Die Zellen, die den Assimilationszellen zunächst benachbart sind, haben eine beinahe isodiametrische, oft aber auch eine radial-gestreckte Gestalt, während diejenigen der inneren Schichten in der Richtung der Längsachse des Thallus ausgedehnt sind.

Dies letztere hängt offenbar damit zusammen, dass die Zellen sich unter dem Zuwachs mit dem Thallus strecken, während sie sich, wie früher erwähnt, nur spärlich theilen.

In den beiden Thalluslippen, die sich schwulstartig auf beiden Seiten der Scheitelspalte erheben, und wo noch keine Streckung stattgefunden hat, sind sämmtliche Speicherungszellen ziemlich isodiametrisch.

Diese Längsstreckung, wodurch die Speicherungszellen allmählich und successive in die centralen, sehr langgliedrigen, leitenden Siebzellen übergehen, erfolgt in den jungen Keimpflanzen von Pelvetia

1) Oltmanns, l. c. p. 17.

2) Reinke, l. c. p. 329.

3) Thomas Hick, Protoplasmatic continuity in the Fucaceae. The Journal of Botany, March 1886, Vol. XXIII, No. 267, p. 98.

nach Oltmanns[1]) relativ viel später als in denjenigen von Fucus. „Als auffälligster Unterschied von Fucus tritt uns entgegen, dass die Aussenrinde ein überall gleichmässiges Gewebe umschliesst, in welchem eine Unterscheidung von Füllgewebzellen und Innenrinde kaum möglich ist. Die Erscheinung hängt offenbar damit zusammen, dass bei Fucus in einer weit früheren Entwickelungsperiode die Längsstreckung erfolgt als bei Pelvetia, wo das nach allen Richtungen des Raumes gleichmässige Wachsthum verhältnissmässig lange andauert.“ Aehnliche Verhältnisse hat Wille[2]) bei den Florideen nachgewiesen.

Die Wände der Speicherungszellen sind in den mittleren Thallustheilen sehr dick (Taf. VII, Fig. 4) und mehr oder weniger scharf, von den sehr aufgequollenen, einen structurlosen Schleim bildenden Mittellamellen abbegrenzt.

Die Speicherungszellen theilen sich sowohl durch antikline als vorwiegend perikline Wände (Taf. VII, Fig. 4), und miteinander stehen sie durch zahlreiche Poren in Verbindung. Diese, die augenscheinlich sowohl primäre als secundäre sind, sind theils breiter (primäre), theils schmäler (zum grössten Theile secundäre).

Die Grenzmembranen, welche die Poren schliessen, sind alle deutlich durchlöchert (Taf. VII, Fig. 6); ob aber Protoplasmafäden die perforirenden Löcher durchziehen oder nicht, war nicht möglich ganz sicher auszumachen, da die letzteren dazu wahrscheinlich allzu fein waren.

Wie schon erwähnt, wird das primäre Assimilationssystem in den dicht über der Haftscheibe liegenden Thallustheilen bei Pelvetia, wenn es nicht mehr dem in einem gewissen Alter intensiven Dickenwachsthum des Thallus zu folgen vermag, zuletzt ganz abgeworfen, um von einem secundären allmählich ersetzt zu werden. Die Bildung dieses secundären Assimilationssystemes erfolgt nun in folgender Weise.

Die Speicherungszellen, die sich in nächster Nähe der Haftscheibe befinden, fangen an sich durch häufige perikline und antikline Wände zu theilen, wodurch regelmässige, radial verlaufende Zellreihen aus beinahe isodiametrischen Zellen gebildet werden.

1) Oltmanns, l. c. p. 26.
2) Wille, Beiträge u. s. w.

Jedenfalls die äussersten dieser, also secundären Zellen sind reichlich mit Phaeoplasten erfüllt. Sie bilden ein eigenartiges, aus 11 bis 12 Zellschichten bestehendes Gewebe, welches ganz und gar der sogenannten „secundären Rinde" gleicht, über welche Reinke bei Fucus vesiculosus spricht[1]): „In der Region, wo bereits die Hyphenbildung eingetreten ist, verliert die Epidermis bald ihre Theilbarkeit, und ihre Zellen nehmen nun schnell ein braunes, abgestorbenes Aussehen an; sie wird zuletzt abgeworfen wie die Epidermis unserer dikotylen Holzgewächse, während in der Rinde sich neues Leben zu regen beginnt. Die inneren Rindenzellen nämlich fangen an sich lebhaft durch tangentiale Wände zu theilen und dadurch radial verlaufende Zellreihen zu bilden; einzelne dieser Reihen können sich auch noch durch radiale Wände spalten. Es entsteht hierdurch ein neuer Gewebemantel um die inneren Theile des Stieles herum, welcher die grösste Aehnlichkeit mit dem Periderma der phanerogamen Holzpflanzen besitzt, indem auch die einzelnen Zellen ihrer Gestalt nach den Korkzellen gleichen. Ich will dieses Gewebe, dessen Bildung kurz über der Region anhebt, wo der Laubkörper von der Mittelrippe verschwindet, als secundäre Rinde bezeichnen, im Gegensatz zur primären Rinde, die aus der Epidermis hervorging."

Die einzelnen Zellen dieses secundär gebildeten Assimilationsgewebes sind in radialer Richtung alle durch primäre Poren von der gewöhnlichen Gestalt miteinander verbunden. — Die Zellwände sind relativ dick, mehr oder weniger deutlich contourirt, aber deutlich geschichtet.

Schimper[2]) sagt: „Der Unterschied in der Farbe der Chromatophoren der Epidermis und der darunter liegenden Gewebe ist stets ein sehr grosser; in dickeren Thallustheilen sind die Chromatophoren der inneren Zellen sehr spärlich, blass, von mehr kugeliger Gestalt, oft schwer zu finden; stets aber, wie gesagt, kommt ihnen eine sichtbare braune Färbung zu."

Diese angegebenen Verhältnisse kommen leicht zum Vorschein, indem in den innerhalb des Assimilationssystemes liegenden Speiche-

---

1) Reinke, l. c. p. 334.

2) Schimper, l. c. p. 35.

rungszellen Phaeoplasten nur spärlich (im Verhältniss zu den Assimilationszellen) vorhanden sind, wie diese auch viel blasser sind als diejenigen in den Assimilationszellen.

Aehnliches giebt auch Hick[1]) für die „Cortex"-Zellen bei Ascophyllum an: „The cell-walls attain considerable thickness, and the protoplasm is granular and of a brown colour. Towards the centre the colour becomes less pronounced and almost or entirely disappears."

Da die Speicherungszellen jedoch Phaeoplasten enthalten — wenn auch nicht in solcher reichlichen Menge wie die Assimilationszellen —, so kann man gewiss mit gutem Rechte annehmen, dass sie während der Vegetationszeit zum Theil auch assimiliren können. Wie aber mehrmals betont, ist unzweifelhaft die Hauptfunction die aufspeichernde.

Wie oben erwähnt, ist der Uebergang zwischen Speicherungszellen und Leitungszellen kein abrupter, sondern ein sehr allmählicher. Dies zeigt ein Querschnitt durch die mittleren Thallustheile (Taf. VII, Fig. 5). Auf der Figur sind die obersten, grosslumigen Zellen langgestreckte Speicherungszellen, deren Querschnitt also ein elliptischer ist. Unmittelbar innerhalb dieser liegen Zellen, deren Querschnitt aber rundlich ist. Diese bilden eine Uebergangsform zu den leitenden Siebzellen.

c) Das Leitungssystem.

Mit der topographischen Bezeichnung Füllgewebe [cfr. Oltmanns[2]) und Reinke[3])] wurde früher das in dem Thallus central liegende Gewebe bezeichnet. Hick[4]) nennt dasselbe „The central Tissue". Dies Gewebe bei den Fuceen besteht indessen aus zwei physiologisch-anatomisch verschiedenen Gewebesystemen, nämlich nach Wille[5]) aus 1. dem Leitungssysteme, welches sich besonders in den oberen Thallustheilen befindet und aus Siebzellen gebildet wird, und 2. aus dem mechanischen Systeme, welches in den unteren Thallustheilen auftritt und aus secundären Hyphen mit stark ver-

1) Hick, l. c. p. 98.
2) Oltmanns, l. c.
3) Reinke, l. c.
4) Hick, l. c.
5) Wille, Bidrag, p. 75 und 65.

dickten Wänden — weshalb sie auch von Wille[1]) als „Verstärkungshyphen“ bezeichnet sind — besteht.

Bei Fucus besteht das Leitungsgewebe aus zwei morphologisch verschiedenen Geweben, nämlich dem in der Stipes und Mittelrippe, welches nur aus primären Parenchymzellen besteht, und dem in den beiden Thallusflügeln, welches secundär ist, indem seine Zellen wurstförmige Aussackungen der primären Parenchymzellen sind.

So verhält es sich indessen nicht bei Pelvetia. Hier sind alle leitenden Zellen von primärem Ursprunge, indem sie, wie schon mehrmals erwähnt, dadurch entstehen, dass die Speicherungszellen sich allmählich in die Länge strecken. Nach Hick[2]) ist dies auch der Fall bei Ascophyllum nodosum. Ein Längsschnitt durch die oberen, centralen Thallustheile zeigt nur primäre Siebzellen. Diese haben ganz denselben Bau (Taf. VIII, Fig. 11) wie diejenigen, die Wille[3]) für Fucus angiebt und abbildet. Sie sind sehr langgliedrig und ihre Wände ziemlich lichtbrechend, aber zu zart, um irgend eine mechanische Rolle spielen zu können.

Die Verbindungen zwischen den Siebzellen werden auf zweierlei Weisen zu Stande gebracht: In der Querrichtung durch seitliche Ausstülpungen, deren Länge desto grösser ist, je mehr die Mittellamellen aufgequollen sind (Taf. VIII, Fig. 11). Diese Verbindungsweise in der Querrichtung ist ganz dieselbe wie bei Fucus, wo sie durch ein Aussehen, welches zwei copulirenden Spirogyrafäden gleicht, dazu Anlass gegeben hat, dass Kützing[4]) von Copulation wie bei den Zygnemaceen spricht: „Bei den Fuceen kehrt die Copulation der Zellen im inneren Tangkörper nach Art der Zygnemaceen wieder.“ Er nennt diese seitlichen Ausstülpungen „Copulationscanäle“.

Hick[5]) spricht auch von solchen „Copulationscanälen“ bei Ascophyllum nodosum: „Numerous transverse diverticula connect the filaments laterally with one another, and the outermost with the cortex.“

Dass zwei Siebzellen mit zwei übereinander stehenden Nachbar-

1) Wille, Bidrag, p. 75 und 65.
2) Hick, l. c. p. 99.
3) Wille, Bidrag, p. 75 und Taf. VI, Fig. 71—73.
4) Kützing, Phycologia generalis, p. 63.
5) Hick, l. c. p. 99.

zellen in Verbindung stehen können, wie Wille[1]) dies bei Fucus beobachtet hat, schien mir nicht der Fall bei Pelvetia. In der Längsrichtung kommt eine Verbindung dadurch zu Stande, dass die Querwände, die hier bei Pelvetia die Längswände meistens unter einem rechten Winkel schneiden, alle deutlich von unermesslich feinen Löchern perforirt sind. Da das Plasma, welches sich von den Längswänden durch die Einwirkung des Spiritus contrahirt hatte, doch an den Querwänden festhaftete, scheint es höchst wahrscheinlich, dass Protoplasmafäden diese Löcher durchziehen. Auch nach directer Observation schien dies wahrscheinlich.

Um die verbindenden Flächen in der Längsrichtung zu vergrössern [cfr. Wille[2])] sind die Siebzellen, wie bei Fucus, bei den Querwänden auch mehr oder weniger erweitert.

Mit den Speicherungszellen stehen die Siebzellen durch zahlreiche Poren in Verbindung. Hierdurch können die Stoffe, die im Assimilationsgewebe gebildet werden, immer den leitenden Siebzellen zugeführt werden, ein Umstand, der in hohem Grade dadurch gefördert wird, dass, wie schon erwähnt, die Speicherungszellen die zahlreichsten Poren in radialer Richtung haben.

d) Das mechanische System.

Sucht man einen Pelvetia-Thallus zu zerreissen, so wird man finden, dass dies viel leichter in den oberen als in den unteren Theilen thunlich ist. Dies hängt damit zusammen, dass in den oberen Thallustheilen ein specifisch-mechanisches System nicht ausgebildet ist. Ein solches findet man erst in den unteren Theilen entwickelt. Bei Fucus findet man die Verstärkungshyphen in Stipes und selbst in den oberen Theilen der Mittelrippe sehr zahlreich entwickelt. Hierin macht also Pelvetia einen Unterschied von Fucus, was offenbar damit in Verbindung steht, dass Pelvetia so klein ist und daher auch nicht ein so kräftig entwickeltes mechanisches System bedarf wie Fucus. Auch können ja die Wände der Speicherungszellen, welche sehr haltbar zu sein scheinen, eine mechanische Rolle spielen.

1) Wille, Bidrag u. s. w., p. 75, Taf. VI, Fig. 73.
2) Wille, Bidrag u. s. w., p. 75.

Oltmanns[1]) sagt: „Nur in einem Punkte weicht Pelvetia von der nahe verwandten Gattung ab: der Thallus besitzt keine Mittelrippe, das Füllgewebe ist auf dem ganzen Querschnitte gleichartig und in den oberen Theilen desselben sind überhaupt keine Hyphen vorhanden, vielmehr findet man dieselben nur in den basalen Theilen der Pflänzchen, etwa bis zu einer Höhe von 2—3 cm herauf, wo sie dann auch gleichmässig durch das ganze Füllgewebe vertheilt liegen."

Der Querschnitt Taf. VII, Fig. 5 zeigt indessen, dass die Verstärkungshyphen im Thallus von Pflanzen gewöhnlicher Höhe doch höher hinauf zu finden sind als 2—3 cm, wie Oltmanns meint. Denn dieser Schnitt ist aus einer Höhe von etwa 3 cm am Thallus aufwärts genommen und zeigt doch so zahlreiche Verstärkungshyphen, deren Querschnitte hier die kleinen elliptischen Zellen sind, während die grösseren Zellen, die auch in dem reichlichen Schleime eingebettet liegen, die Querschnitte der Siebzellen sind, von denen einige die seitlichen Porenverbindungen zeigen.

Ebenso wie bei Fucus bilden die Verstärkungshyphen, besonders in den untersten Theilen des Thallus, auch bei Pelvetia ein kräftiges Bündel, in welchem die Siebzellen nur spärlich eingestreut liegen. Sie haben nicht einen geradlinigen Verlauf, sondern schlängeln sich umeinander, wodurch ihre mechanische Leistung in hohem Grade erhöht wird. Betreffs ihres Ursprunges entspringen sie theils von den innersten Speicherungszellen, theils von den Siebzellen. Im ersten Falle wachsen die Speicherungszellen entweder direct zu Verstärkungshyphen aus (Taf. VII, Fig. 6), oder sie werden erst immer kürzer, schmäler und inhaltsärmer, bis sie endlich zu den langen, gebuchteten Hyphen auswachsen (Taf. VIII, Fig. 12). Im anderen Falle entspringen sie entweder seitlich aus den Siebzellen (Taf. X, Fig. 26) oder diese gehen selbst allmählich in sie über (Taf. VIII, Fig. 14). In den untersten Thallustheilen ist dieser letztere Bildungsmodus der gewöhnliche, weshalb hier auch die Siebzellen immer seltener werden, bis sie endlich, wie in der Haftscheibe und angrenzenden Theilen, ganz aufhören. Dann findet man nur Verstärkungshyphen. Da die Verstärkungshyphen besonders die dünnwandigen Siebzellen umgeben (Taf. VII, Fig. 5), bilden sie ein

1) Oltmanns, l. c. p. 29.

wichtiges Schutzmittel für diese, wie es Wille[1]) bei Fucus betont hat: „Et lignende er Forholdet i Bladet hos Fucus-arterne. I Midtribben og stipes hos dem vil man finde, at de storrummede ledende Celler er i den Grad omgivne af og derigjennem beskyttede af de tykväggede Forsterkningshypher (Taf. V, Fig. 56), at de er i den störste Sikkerhed for alle ydre Påvirkninger."

Mit Bezug auf ihren anatomischen Bau sind die Verstärkungshyphen mehr oder weniger langgliedrig (Taf. VIII, Fig. 13 und 14). Die Längswände sind dick, stark lichtbrechend, also wasserarm und daher auch sehr haltbar. Eine Schichtung in diesen, wie Hick[2]) es für Ascophyllum nodosum angiebt: „The walls of the fibres are very beautifully laminated," beobachtete ich ganz schön erst nachdem die Wände durch Behandlung mit conc. Glycerin aufgequollen waren. Besonders im Querschnitt liess sich diese Schichtung sehr leicht erkennen (Taf. IX, Fig. 22). Dagegen war es gar nicht möglich, die „ringlike redges developped on the outer surface of the fibre" zu entdecken, welche Hick[2]) an den Verstärkungshyphen bei Ascophyllum gesehen hat.

Da die Wände der Hyphen sehr dick sind, ist auch der Inhalt der letzteren relativ nur wenig reichlich und zeigte sich nur als ein helles Plasma, worin einige lichtbrechende Körner lagen.

Am lebenden Material von Fucus serratus bestand der Inhalt der Verstärkungshyphen, die hier viel grosslumiger sind als bei Pelvetia, bei Winterzeit aus einem netzförmigen Plasma, welches spärlich die Wände bekleidete und dazwischen einzelne lichtbrechende Körnchen eingebettet hat (Taf. VIII, Fig. 13).

Mehr als einen Zellkern in jeder Zelle konnte ich nicht entdecken (Taf. VIII, Fig. 13 z).

Die Verstärkungshyphen können sich verästeln, besonders in den untersten Thallustheilen, wo Verzweigungen aussergewöhnlich häufig sind. Diese wachsen zwischen die schon vorhandenen Hyphen hinein und tragen so dazu bei, das Hyphenbündel immer dichter und kräftiger zu machen.

Oltmanns[3]) meint, dass die Bildung der Haftscheibe in der

---

1) Wille, Bidrag p. 65.
2) Hick, l. c. p. 99.
3) Oltmanns, l. c. p. 21.

Weise geschieht, dass immer die Zahl der Verstärkungshyphen, die „anfangs lose miteinander verflochten" sind, vergrössert wird und dass sie sich häufig verästeln, wodurch das Geflecht der Hyphen immer dichter wird, bis zuletzt die Haftscheibe gebildet ist.

Dieser Bildung der Haftscheibe habe ich leider nicht folgen können, da mir nur ausgewachsene Pflanzen zu Gebote standen.

Das Flächenwachsthum der Haftscheibe erfolgt nach Oltmanns[1]) in der Weise, dass von ihrem Rande aus immer neue Verstärkungshyphen „auf dem Substrate entlang kriechen und sich verschlingen", während das Dickenwachsthum durch Einschaltung immer neuer Hyphen erfolgt.

An der unteren Seite der Haftscheibe, die nach dem Substrate gekehrt ist, bilden die Verstärkungshyphen eine starke und dicht geflochtene Schicht, deren Gestalt übrigens von den Unebenheiten des Substrates abhängt. Von dieser Schicht ragen vereinzelte Enden der Hyphen hervor. Interessant ist es, dass die Hyphenenden, die wie Wurzeln sich ins Substrat hineindrängen, sich durch Berührung mit harten Substrattheilen reichlich verzweigen (Taf. X, Fig. 27, Taf. VIII, Fig. 15), doch so, dass die Verzweigungen immer kurz werden, ganz wie es Wille[2]) für Oedogonium angiebt: „Stösst das Wurzelende dagegen auf eine Unterlage, welche sein Längenwachsthum hindert, so bringt das Hautplasma, dessen Wirksamkeit dadurch nicht aufhört, das Wurzelende dazu, sich nach den Seiten zu einem Sacke zu erweitern, dessen Boden dann mit Hautplasma bedeckt wird, welches, wenn es sich jetzt in grösserer Menge an einer Stelle ansammelt, das Wachsthum vermehrt, so dass sich an seiner Ansammlungsstelle ein Wurzelende bildet, das aber stets sehr klein bleibt."

Diese wurzelartigen Hyphen sind alle sehr kräftig entwickelt, ihre Glieder kurz und ihre Wände sehr dick, aber scheinbar von einer aufgequollenen und schleimartigen Consistenz (Taf. X, Fig. 27, Taf. VIII, Fig. 15). Die angegebenen Figuren zeigen ferner, dass an den Wänden der betreffenden Hyphen zahlreiche grössere oder kleinere mineralische Partikeln hafteten. Dieser Umstand weist uns

1) Oltmanns, l. c. p. 71.

2) Wille, Algologische Mittheilungen. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Band XVIII, Heft 4, p. 458.

darauf hin, anzunehmen, dass diese wurzelartigen Hyphen auch, wie es Wille (an der citirten Stelle) für den Wurzeltheil bei Oedogonium angiebt, irgend eine Substanz ausscheiden können, die die Haftscheibe dem Substrate anleimen kann. Wie bei Oedogonium ist es auch hier höchst wahrscheinlich, dass diese Substanz ein Ausscheidungsproduct, nicht Verschleimung der Zellwände ist.

Wirft man nun einen Rückblick auf das Gesagte, so haben wir also gesehen, dass in den untersten Thallustheilen die mechanisch-functionirenden Verstärkungshyphen als anatomisches Hauptelement auftreten — eine Einrichtung, die ganz nützlich ist, da die Pflanzen sonst der Gefahr ausgesetzt sein würden, zerrissen zu werden. Denn gerade an den untersten Thallustheilen wirkt der stärkste Zug der Wellen. —

2. Sargassum bacciferum (Turner) J. Ag.

Die untersuchte Sargassum-Species ist, nach den vegetativen Thallustheilen zu urtheilen, höchst wahrscheinlich Sargassum bacciferum (Turner) J. G. Ag.

Sämmtliche Seitentriebe sind spiralig inserirt. Thallus glatt. Die Flachsprosse oder die „Blätter" sind ungefähr 4 cm lang, linienförmig, kaum 1½—2 mm breit und mit spärlichen, zerstreut inserirten, feinen Zähnen versehen. Die Blasen sind im ausgewachsenen Stande wie grosse Schrotkörner, meistens mit einem Flachsprosse gekrönt.

Ueber den anatomischen Bau bei Sargassum bacciferum finden sich in der gesammten algologischen Literatur keine näheren Untersuchungen.

Soweit ich es nach Alkohol-Material entscheiden konnte, verläuft bei S. bacciferum das Spitzenwachsthum auf dieselbe Weise, wie es Oltmanns[1]) für Sargassum linifolium und S. varians und Reinke[2]) für S. Boryanum angegeben haben, nämlich durch eine dreiseitige Scheitelzelle, welche in einer engen, röhrenförmigen Grube liegt.

1) Oltmanns, l. c. p. 55.
2) Reinke, l. c. p. 365.

In drei verschiedene Richtungen giebt die Scheitelzelle Segmente ab, durch deren spätere Gliederung drei physiologisch-anatomisch verschiedene Gewebesysteme sich bilden; nämlich: 1. ein peripherisches, einschichtiges, dessen Zellen phaeoplastenreich sind und welches also als Assimilationssystem fungirt; 2. ein intermediäres, mehrschichtiges Gewebe, welches wahrscheinlich analog mit dem Speicherungsgewebe bei den Fuceen aufzufassen ist und daher hier als solches benannt werden soll, und endlich 3. ein ganz centrales, welches nur aus leitenden „Siebröhren" besteht und also als ein Leitungssystem zu bezeichnen ist.

Ein specifisch-mechanisches System aus secundären Verstärkungshyphen wie bei den Fuceen scheint bei Sargassum bacciferum indessen ganz zu fehlen. „Intercellulare Hyphen", welche Reinke[1]) für S. Boryanum angiebt und welche „von den mittleren Zellen ... in den älteren Theilen ... gebildet" werden, waren nicht zu entdecken.

a) Das Assimilationssystem.

Das einschichtige, peripherische Assimilationssystem besteht aus Zellen, die relativ klein und mehr oder weniger senkrecht gegen die Oberfläche gestreckt sind, so dass ihre Längsachse bis zweimal so gross ist als ihre Breitenachse (Taf. IX, Fig. 16 und 23). Die Wände sind zart und die Mittellamellen nicht sehr hervortretend. Nur die Aussenwände sind sehr verdickt und bilden, indem sie zusammenlaufen, ganz wie bei Pelvetia, eine zusammenhängende, selbst ohne Einwirkung geeigneter Reagentien, z. B. etwas concentrirtes Glycerin, deutlich geschichtete Cuticula (Taf. IX, Fig. 16 und 23). Das Assimilationssystem bekommt so ganz dasselbe Aussehen wie bei den meisten grösseren Phaeophyceen.

Auf der Flächenansicht zeigen die radialen Wände der Assimilationszellen sowohl in den Flachsprossen (und zwar hier besonders) als in den Blasen eine starke Undulation (Taf. X, Fig. 28).

Dies ist eine in zwei Richtungen ganz zweckmässige Einrichtung, da ja dadurch die assimilirenden Phaeoplasten sich auf grössere Flächen ausbreiten können, ganz wie die Chromatophoren in den

Armpalissadezellen bei den Coniferen und einigen Filices. Gleichzeitig wird durch die gebogenen Wände selbstverständlich eine grössere mechanische Leistung ausgeübt.

Im Stengel, welcher ja viel stärker gebaut ist als die Flachsprossen und Blasen, findet man auch die Undulation kaum merkbar.

Durch Theilungen, die ziemlich senkrecht zur Oberfläche des Thallus laufen, vergrössert sich allmählich die assimilirende Fläche, während perikline Theilungen immer neue Speicherungszellen nach Innen zu absetzen. Da Theilungen letzterer Art oft sehr lebhaft auf einmal auf grösseren zusammenhängenden Strecken stattfinden können und da die nach Innen abgesetzten Tochterzellen anfangs sehr reichlich mit Phaeoplasten erfüllt sind, sieht es an solchen Stellen aus, als ob das Assimilationssystem zweischichtig wäre, was es jedoch im Grossen und Ganzen, wie erwähnt, nicht ist (Taf. IX, Fig. 23).

Porenverbindungen zwischen den Assimilationszellen untereinander waren nicht zu entdecken. Dagegen waren solche zwischen den Assimilationszellen und den Speicherungszellen nicht selten, wegen ihrer Kleinheit aber oft sehr schwer zu entdecken. Sie hatten alle die unter Pelvetia erwähnte gewöhnliche und einfache Gestalt: Nach dem Zelllumen zu laufen sie konisch aus, von denen in der Nachbarzelle durch eine zarte, von unermesslich feinen Löchern perforirte Grenzmembran getrennt. Was ihren Ursprung betrifft, so scheinen sie sowohl primären als secundären Ursprunges zu sein.

Die Assimilationszellen sind sehr reichlich mit Phaeoplasten erfüllt (Taf. IX, Fig. 16 und 23), die in der Flächenansicht eine kreisrunde Gestalt zeigen, im Profil aber eine elliptische.

Reinke[1]) sagt, dass bei S. Boryanum eine „secundäre Rinde“ gebildet wird: „Die Epidermis wird an älteren Theilen in der Regel durch eine dünnere, secundäre Rinde ersetzt.“

Bei Sargassum bacciferum war die Bildung einer solchen gar nicht zu finden, obwohl die Thallustheile, die in dieser Hinsicht untersucht wurden, ziemlich alt waren.

---

1) Reinke a. a. O.

b) Das Speicherungssystem.

Wie im vorigen Abschnitte erwähnt, setzen die Assimilationszellen durch häufige perikline Theilungen Zellen nach Innen zu ab. Diese Zellen bilden ein Gewebe, welches auch und hauptsächlich seinen Ursprung in der Scheitelzelle selbst hat. In dem „Stengel“ ist es gewöhnlich 8—10schichtig, in den Flachsprossen dagegen nur 4—5schichtig (Taf. X, Fig. 24) und dadurch von dem Assimilationssysteme sehr augenfällig differentiirt, dass die Zellen sehr grosslumig und arm an Phaeoplasten sind.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Hauptfunction dieses Gewebes wie des entsprechenden bei den Fuceen auch die speichernde; dafür spricht jedenfalls besonders die Grosslumigkeit der Zellen und die für einen solchen Zweck günstige Lage zwischen dem nahrungbildenden Assimilationssysteme auf der einen Seite und dem leitenden Systeme auf der andern.

Da leider nur Spiritus-Material vorhanden war, gab mir der Zellinhalt keine Beweise für eine solche Annahme; denn dieser war entweder nur zum grössten Theil als unförmlicher Rest übrig oder ganz und gar verschwunden.

In der Flächenansicht zeigen die Zellen der äusseren Schichten eine mehr oder weniger regelmässig rectanguläre Gestalt (Taf. IX, Fig. 23). Sie können aber auch von so unregelmässigen Umrissen sein, dass es ganz unmöglich wird, einen Schnitt so zu führen, dass sich dabei die Gestalt einer Zelle ganz und gar zeigt. Ein ähnliches Verhalten hat Wille[1]) bei den grosslumigen Zellen innerhalb der Assimilationszellen bei Halidrys siliquosus erwähnt:

„indover bliver disse större og isär höiere med noget uregelmässig Omkreds og gå indimellem hverandre, så at det på et Längdesnitt bliver nästen umuligt at få et Snit gjennem en hel og uskadet Celle, så at dens Form fremträder tydeligt, det Hele ser ud som et Virvar af afbrudte Vägge med store runde Porer her og der (Taf. VIII, Fig. 20).“

Nach Innen zu werden die Zelltheilungen immer seltener, wodurch die Zellen hier auch eine beträchtliche Länge erhalten und

1) Wille, Om Fucaceernes blärer. Bihang till kgl. Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Band 14, Afd. III, No. 4, p. 7.

dieselbe Gestalt zeigen wie bei Halidrys siliquosus die mechanisch-leitenden Zellen, die Wille[1]) abbildet und wie die „Parenchymzellen“ junger Chorda Filum-Thallome, so wie Reinke diese im „Atlas deutscher Meeresalgen“[2]) auf Taf. 27, Fig. 4, 6 und 8 p gezeichnet hat.

Die Querwände der Zellen bilden oft einen sehr spitzen Winkel mit den Längswänden, was dazu beiträgt, wie bei den Bastfasern höherer Gewächse die Zellen in starken Verband zu setzen. Auf einem Querschnitte des Thallus, wo die Zellen von elliptischem Umriss sind, zeigen sich daher auch kleinere Zelllumina zwischen grösseren. Die kleinen sind den sogenannten „Interstitialzellen“ nicht unähnlich (Taf. IX, Fig. 16).

In den äusseren Zellenschichten sind die Zellenwände sehr dick und haltbar und lassen so die Annahme zu, dass die Speicherungszellen auch eine mechanische Rolle spielen können. Dafür spricht ja auch der oben erwähnte Umstand, dass die Querwände schief gestellt sind. Gegen die Grenze des Leitungssystemes hin werden die Wände aber allmählich dünner und zarter. Sie werden von einer wasserreichen Mittellamelle gebildet, auf deren beiden Seiten eine stark lichtbrechende, also sehr haltbare Schicht liegt, welche nach Behandlung mit Glycerin von passender Concentration eine deutliche Schichtung erkennen liess.

Poren durchbrechen die Zellwände überall, sowohl in der Längsrichtung des Thallus als in der Querrichtung, doch so, dass sie in den inneren Zellschichten in der letzteren Richtung häufiger zu finden sind als in der ersteren. Dies Verhalten hängt offenbar damit zusammen, dass die inneren Speicherungszellen wegen ihrer grossen Nähe bei dem specifischen Leitungsgewebe Porenverbindungen in der Längsrichtung weniger bedürfen.

Die Gestalt der Poren ist dieselbe wie die unter dem Assimilationssysteme erwähnte. Die Grenzmembranen sind auch hier besonders von zahlreichen, feinen Löchern perforirt (Taf. IX, Fig. 19).

In nächster Nähe des Leitungssystemes haben die Speicherungszellen eine beträchtliche Länge und äusserst zarte Wände.

---

1) Wille, a. a. O. Tafel I, Fig. 10.

2) Commission zur wiss. Untersuch. d. deutsch. Meere. Zweites Heft, I. und II. Lieferung.

In den Querwänden findet man nicht mehr Poren von der erwähnten Gestalt, sondern in manchen Fällen zeigten die Querwände zahlreiche feine Löcher. Alles dies macht, dass der Uebergang zwischen Speicherungssystem und Leitungssystem nicht ein scharfer wird, sondern ein sehr allmähliger.

c) Das Leitungssystem.

Central, ganz wie das „Gefässbündel" bei den Muscineen, durchzieht das Leitungssystem den ganzen Thallus des Sargassum bacciferum sowohl den „Stengel" als die Flachsprossen und die Blasen. Was den Ursprung dieses Systemes betrifft, so hat es vorzüglich seinen Bildungsheerd in der Scheitelzelle selbst; wahrscheinlich aber gehen die innersten Speicherungszellen auch durch die im vorigen Abschnitte erwähnten Veränderungen in morphologischer Hinsicht allmählich in leitende Zellen über.

Reinke[1]) sagt von dem anatomischen Baue des Thallus von Sargassum Boryanum: „Das Innere besteht aus Parenchym, dessen peripherische Zellen etwas kürzer, dessen axile etwas länger sind, sonst sich aber nicht wesentlich von einander unterscheiden."

So verhält es sich aber nicht bei der untersuchten Sargassum-Species. Ein transversaler Längsschnitt durch den Thallus zeigt vielmehr, dass die centralen leitenden Zellen einen von dem der umgebenden Speicherungszellen sehr abweichenden Bau haben, indem sie nämlich als Siebröhren auftreten, die denjenigen bei den Laminariaceen, welche Wille abgebildet hat[2]), sehr ähnlich sind (Taf. IX, Fig. 18).

Ihre Längsachse ist manchmal so gross wie ihre Breitenachse, doch so, dass sie in den Flachsprossen viel kürzer sind als in den stengelartigen Theilen des Thallus. Bei den Querwänden haben sie ihre grösste Breite, die hier gewöhnlich eine sehr beträchtliche ist (Taf. IX, Fig. 18).

Die Querwände sind alle deutlich von zahlreichen feinen Löchern perforirt und bilden immer einen Winkel mit den Längswänden, in welchem Falle selbstverständlich die verbindenden Flächen in nicht

1) Reinke, l. c. p. 365.
2) Wille, Bidrag u. s. w., Taf. III, Fig. 35; Taf. IV, Fig. 39—43 incl.

geringem Grade vergrössert werden (Taf. IX, Fig. 18). Da nun immer der protoplasmatische Inhalt der Zellen, obwohl durch Alkohol von den Längswänden contrahirt, doch dicht an den Querwänden haftete, waren wahrscheinlich die perforirenden Löcher von feinen Plasmafäden durchzogen, die aber ihrer Kleinheit wegen unmöglich zu sehen waren.

Siebplatten oder irgend welche Porenverbindungen in der Querrichtung waren jedoch nicht zu entdecken. Die Längswände sind indessen so zart, dass zweifellos die Nahrungsstoffe auch ohne solche Communicationsmittel ziemlich leicht diffundiren können.

An einigen Siebröhren bemerkte ich jedoch, dass ihre Längswände, obwohl sie nicht perforirt waren, etwa wie bei den Siebröhren bei Filices und Coniferen verdünnte, aber nicht perforirte Membranpartieen zeigten (Taf. X, Fig. 29 a und b). Dies steht offenbar damit in Verbindung, dass, wie erwähnt, sonst seitliche Verbindungen gänzlich fehlen.

In den Flachsprossen bildet das Leitungssystem einen deutlichen Mittelnerv, welcher, ohne sich zu verzweigen, bis zur Sprossspitze verläuft, ganz wie bei Sargassum Boryanum nach Reinke[1]): „Die Blätter lassen die Unterscheidung eines kurzen Stieles und einer von einem Mittelnerv durchzogenen Spreite zu." Aber während dieser Mittelnerv bei S. Boryanum „von kleineren Zellen mit verdickten Wänden gebildet wird", besteht derselbe bei S. bacciferum nur aus Siebröhren, deren Wände äusserst zart sind. Auf einem Querschnitte eines Flachsprosses zeichnet der Mittelnerv sich sehr von dem umgebenden Gewebe aus (Taf. X, Fig. 24).

An der Basis der Blasen theilt sich das Leitungssystem in mehrere Stränge, die von einander getrennt den inneren Wänden der Blasen folgen, um sich wieder an den Blasenspitzen zu vereinigen (Taf. X, Fig. 25). Wenn eine Blase nicht zu alt ist, findet man auch, dass einige Zellfäden den Blasenraum in irgend einer Richtung durchziehen. Etwas Aehnliches sagt Wille[2]) von dem mechanisch-leitenden Systeme in den Blasen bei Cystoseira ericoides:

„Hos Cystosira ericoides ere Forholdene meget lige Halidrys, men Blärerne ere her meget mindre og have ingen Tvärvägge. Det

---

1) Reinke, l. c. p. 365.

2) Wille, Om Fucaceernes Blärer, p. 8.

mekanisk ledende System forholder sig som hos Halidrys og spalter sig ved Blärerne i lignende Stränge (Taf. II, Fig. 14) som hos denne, samt sende også nogle få smalere eller bredere Tråde langsefter eller skråt over Blären, men disse kunne dog undertiden mangle." Von Haarbildungen an den inneren Blasenwänden bei Halidrys siliquosus und Cystoseira spricht Wille an derselben Stelle ferner (bei Halidrys): „Også her fandt man på sine steder ganske tät med en Slags Haardannelser (Taf. I, Fig. 8, 9) af ulige Form og i Almindelighed kun bestående af et par Celler og endende med en temmelig fortykket Spids (Taf. I, Fig. 8)" und (bei Cystoseira): „Dersom man undersöger Kanten af de mekanisk-ledende Stränge eller en sådan Tråd, da finder man, at den her og der på Siderne udsender korte encellede Hår med en fortykket Spids (Taf. II, Fig. 15), som meget påminde om de noget större Hår hos Halidrys."

Ganz dieselben Haarbildungen fanden sich auch hier an den inneren Blasenwänden, besonders auf den Kanten der leitenden Stränge. Sie waren bald ganz kurz und einzellig, bald und zwar am häufigsten gross und zwei- bis dreizellig. Alle waren sie mit verdickten Spitzen versehen und ihre Wände waren auch ein wenig verdickt (Taf. X, Fig. 30). Cuticularähnliche Auswüchse dagegen, welche Wille beobachtet hat, waren nicht möglich zu entdecken, auch nicht „store blärеformede Hår (Taf. II, Fig. 16)" wie bei Cystosira ericoides.

In ganz jungen Blasen setzt sich das Leitungssystem durch das Innere der Blasen fort. Hier bildet es ein Netz von Zellen, von denen einige gross sind und „Hauptfäden" bilden, die wieder zahlreiche Seitenfäden aussenden, welche mit den Seitenwänden der Blasen verbunden sind (Taf. IX, Fig. 21). Die Wände der einzelnen Zellen sind sehr zart und die Querwände deutlich von feinen Löchern perforirt. Da die Zellen auch einige Phaeoplasten enthalten, können sie vielleicht assimiliren und also die in den Blasen durch die Respiration gebildete Kohlensäure ausnutzen.

II. Ueber Assimilation und Assimilationsproducte bei den Fucoideen.

Bei Fucus serratus sind die Zellen des einschichtigen, peripherischen Assimilationssystemes rectangulär und mit ihrer Längsachse immer senkrecht zur Oberfläche des Thallus orientirt (Taf. VIII, Fig. 10). Das unmittelbar innerhalb des Assimilationssystemes liegende mehrschichtige Speicherungsgewebe besteht aus grosslumigen Zellen, deren Gestalt in den äusseren Zellschichten eine sehr unregelmässig gebuchtete ist (Taf. VIII, Fig. 10), in den inneren Schichten dagegen, wie bei Pelvetia und anderen Fuceen, allmählich sich in die Länge streckt (Taf. VIII, Fig. 9), bis die Zellen endlich in die central liegenden, sehr langgliedrigen Siebzellen des Leitungssystemes übergehen.

Rücksichtlich des Inhaltes der Zellen der drei eben erwähnten verschiedenen Gewebe findet man, dass sie ausser Phaeoplasten, deren Gestalt und Auftreten später zu erwähnen sind, auch grössere und kleinere Körnchen, aus einer stark lichtbrechenden Substanz bestehend, enthalten.

Diese Körnchen, welche von einer sphaeroidalen Form sind, sind mehrmals Gegenstand der Beobachtung gewesen; über ihre wahre chemische Natur ist man jedoch, weil man sich nur mit mikrochemischen Reactionen begnügt hat, bisher nicht klar gewesen.

So nahm Reinke[1]) an, dass sie aus fettem Oel beständen, indem „die Körner und Tropfen" mit Osmiumsäure behandelt, einen tiefbraunen Farbenton annahmen.

Berthold sagt[2]): „Beiläufig möge an dieser Stelle auch hervorgehoben werden, dass Stärke bei den Melanophyceen nicht vorkommt. Das, was Schmitz neuerdings wieder als solches gedeutet hat, ist kein Amylum."

„Die betreffenden glänzend weissen Gebilde bestehen aus eiweissartigen Substanzen, nicht aus Stärke, lösen sich beim Abtödten der Algen mit destillirtem Wasser leicht auf, sind durch Jod, Alkohol, Osmiumsäure coagulirbar, lösen sich nachträglich aber noch leicht in schwacher Ammoniaklösung. Bei keiner der vielen daraufhin

1) Reinke, Beiträge u. s. w., p. 328.

2) Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, 1886, p. 56.

untersuchten Algen habe ich andere Producte im Zellsaft gefunden, welche etwa der Stärke der höheren Pflanzen oder der der Florideen vergleichbar wären."

Auch an einer anderen Stelle[1]) spricht er von denselben Gebilden. Er fasst sie hier als Schutzmittel für die Phaeoplasten gegen zu starkes Licht auf: „So sind . . . . . . bei zahlreichen braunen Algen gewisse Inhaltsstoffe constant der freien Aussenseite der Oberflächenzellen angelagert und bringen hier eine zwar weniger energische, aber immerhin recht bemerkbare Reflexion und Dispersion des auffallenden Lichtes hervor. Als Beispiel mögen hier nur Dictyota, Taonia, Haliseris, Asperococcus, Giraudia erwähnt sein. An den natürlichen Standorten dieser Pflanzen findet man die freien Aussenseiten der Zellen selten mit Farbstoffplatten belegt, sie sind vielmehr von einer Gruppe von kugeligen, hellen Körpern bedeckt, welche nach ihrem Verhalten ebenfalls den Proteïnstoffen zuzuzählen und nicht Fetttropfen sind, wie man bisher gewöhnlich annahm (bekanntlich fehlen Stärkekörner constant bei den braunen Algen)."

Bei Asperococcus compressus studirte er das mikrochemische Verhalten der Körnchen näher und fügt den oben erwähnten Reactionen noch bei, dass sie sich in Salzsäure lösen und sich mit Osmiumsäure schwarz, mit Jod braun und mit Cochenilletinctur roth färben.

Schmitz[2]) spricht von Phaeophyceen-Stärke als allgemein bei den Phaeophyceen: „Es treten auch hier in ganz derselben Weise wie bei den Florideen längs der Aussenfläche der Chromatophoren kleinere oder grössere glänzende Körnchen auf, die . . . . ebensowenig wie die Florideen-Stärke in Wasser oder Alkohol löslich, verhalten sich überhaupt gegen verschiedene Lösungsmittel ganz analog wie jene; sie werden jedoch durch Jodlösung ganz und gar nicht gefärbt und unterscheiden sich dadurch wesentlich von den echten Stärkekörnern. Im Uebrigen nehmen sie in der lebenden Zelle allmählich an Grösse zu, lassen jedoch, soweit ich sehen konnte, niemals im Inneren eine deutliche concentrische Schichtung wahrnehmen.

1) Berthold, Beitr. z. Morphologie u. Physiologie d. Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XIII, p. 100 f.

2) Fr. Schmitz, Die Chromatophoren d. Algen, p. 154 f. Verhandl. d. naturhist. Vereins d. preussischen Rheinlande und Westphalen, Bonn 1883.

Schimper[1]) spricht von „Phaeophyceenstärke".

Jeder der drei erst genannten Forscher hat also, wie man sieht, ein verschiedenes Resultat erhalten, indem der eine von fettem Oel spricht (Reinke), der andere von Proteïnsubstanz (Berthold) und der dritte endlich von Stärke (Schmitz).

Diese einander so widersprechenden Angaben über die chemische Natur der betreffenden sphaeroidalen Gebilde bewogen mich dazu, die Körnchen einer eingehenderen Untersuchung zu unterwerfen, sowohl ihren Ursprung betreffend, als auch in mikrochemischer Richtung in den Zellen selbst und besonders makrochemisch, nachdem die Körnchen in isolirtem Zustande erhalten waren.

Als Untersuchungsmaterial wurde Fucus serratus benutzt, da die grosslumigen Speicherungszellen dieser Fucee unbedingt zu Untersuchungen in den oben genannten Richtungen am meisten geeignet sind.

Sämmtliche Untersuchungen ergaben, dass die betreffenden Körnchen, was ihre chemische Natur betrifft, aus einem eigenthümlichen Kohlenhydrate bestehen, das der Gruppe $(C_6H_{10}O_5)_n$ angehört. Dies Kohlenhydrat werde ich mit dem Namen Fucosan belegen, indem es bei sämmtlichen Fucoideen als ein gewöhnlicher Bestandtheil im Zellkörper nachweisbar ist.

So sagt Schmitz[2]) von seiner „Phaeophyceen-Stärke", welche mit dem Fucosan identisch ist, dass sie „bei den Phaeophyceen (Ectocarpeen, Laminarieen, Dictyotaceen u. s. w.) ziemlich weit verbreitet ist."

Die Reinke'schen Abbildungen[3]) von dem anatomischen Baue der Zellen von jüngeren Exemplaren von Chorda Filum und Stictyosiphon tortilis zeigen uns, dass in den Zellen ausser gelbbraunen Phaeoplasten sich auch grössere oder kleinere Massen kugeliger, farbloser Körner, unzweifelhaft Fucosankörner, befinden; so an Taf. 27, Fig. 7 (in recht grossen Mengen), 4—8 (Chorda) und Taf. 32, Fig. 4—10 incl. (Stictyosiphon).

Auch Pringsheim's schöne und genaue Zeichnungen in seiner Abhandlung „Sphacelarien-Reihe"[4]) zeigen uns Fucosananhäufungen

1) Schimper, Untersuch. üb. Chlorophyllk. etc. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16.

2) Schmitz, l. c. p. 154.

3) Im Atlas deutscher Meeresalgen.

4) In „Abhandlungen d. kgl. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin 1873.

in den Zellen von Cladostephus verticillatus, so Taf. I, Fig. 1, wie besonders Taf. V, Fig. 6 in den oberen Zellen.

Wie oben erwähnt, sagt Berthold, dass „die kugeligen, hellen Körper proteïnartiger Natur", welche unzweifelhaft mit den Fucosankörnern identisch sind, bei zahlreichen braunen Algen gewöhnlich sind.

Schimper[1]) bildet grosse Anhäufungen von Fucosankörnchen bei Sphacelaria cirrhosa ab. Die Körnchen fasst er aber als fettes Oel auf.

Bei Dictyota, Giraudia, vielen Ectocarpeen und Sphacelariaceen habe ich selbst oft Gelegenheit gehabt, recht grosse Mengen von Fucosan in den Zellen zu beobachten.

Höchst wahrscheinlich hat man in den Fucosankörnchen das erste scheinbare Assimilationsproduct bei den Fucoideen.

Betrachtet man während einer Jahreszeit, in welcher der Assimilationsprocess ausgiebig energisch ist, z. B. im Sommer, die Phaeoplasten in den Speicherungszellen bei Fucus serratus, so sieht man immer, dass jeder Phaeoplast von einer dünneren oder dickeren Sphäre ungeheuer feiner Fucosankörnchen umgeben ist. Je mehr aber von den Phaeoplasten entfernt, desto grösser werden auch die Körner, und indem sie immer den Plasmaströmungen folgen, sammeln sie sich zuletzt als grosse und ausgewachsene in beträchtlichen Haufen in der Mitte der Zellen (Taf. IX, Fig. 17).

Dieser Umstand zeigt uns, dass es höchst wahrscheinlich ist, dass die Fucosankörnchen eben als ein Product der Phaeoplasten selbst aufzufassen sind. Ihre Entstehung steht zu den Phaeoplasten in sehr naher Beziehung. Daher erst einige Bemerkungen über diese letzteren.

In den Assimilationszellen finden sich selbstverständlich zahlreiche Phaeoplasten. Diese sind alle relativ gross und zeigen an der Flächenansicht eine rundliche, in Profil dagegen eine elliptische Gestalt. Sowohl in den Speicherungszellen, als in den centralen Siebzellen findet man auch Phaeoplasten, obwohl sie hier natürlich viel spärlicher sind als in den Assimilationszellen.

---

1) Schimper, l. c. Taf. I, Fig. 3.

Während aber die Phaeoplasten in den Speicherungszellen noch dieselbe Gestalt wie in den Assimilationszellen, freilich ein wenig blasser, zeigen, sind sie sämmtlich in den Siebzellen in morphologischer Hinsicht bedeutend verändert worden. Denn wegen der stattfindenden starken Streckung der Siebzellen haben sie hier die stabförmige Gestalt angenommen (Taf. IX, Fig. 20).

Die Phaeoplasten sowohl in den Assimilationszellen als in den Speicherungs- und besonders in den Siebzellen zeigen häufige Einschnürungen (Taf. IX, Fig. 20) resp. Theilungsstadien. Ob diese Einschnürungen in allen Fällen zu vollständiger Theilung führen, wie Schimper[1]) meint, will ich nicht behaupten.

Die meisten Phaeoplasten zeigen im lebenden Zustande selbst bei Anwendung recht beträchtlicher Vergrösserungen (Oel-Immersion $^1/_{12}$) eine durchaus homogene Structur; jedoch lassen zuweilen einzelne, besonders in den unteren Thallustheilen, eine ungeheuer feine Punktirung wahrnehmen.

Für die Untersuchung der Phaeoplasten empfiehlt sich eine mässig concentrirte Lösung von Pikrinsäure in Meerwasser als ein ausgezeichnetes Fixirungsmittel; die Fixirung tritt alsbald ein und der Zellinhalt wird nicht im Geringsten zerstört[2]).

Nach solcher Fixirung zeigten sämmtliche untersuchte Phaeoplasten dieselbe feinkörnige Structur an ihrer Oberfläche wie in einzelnen Fällen im lebenden Zustande. Sie gewährten alle ungefähr dasselbe Bild, wie die „intacten Autoplasten aus dem Blattparenchym von Acanthephippium“ [siehe Meyer[3])], doch mit dem Unterschiede, dass die finsteren Punkte bei den Phaeoplasten viel feiner als hier sind — ein Unterschied, auf welchen übrigens schon Schimper[4]) aufmerksam gemacht hat.

---

1) Schimper, l. c. p. 34.

2) Da selbst die feinsten Plasmafäden und die sonst der Einwirkung der meisten Reagentien gegenüber so empfänglichen Fucosankörnchen, — kurz, die empfindlichsten Theile im Zellorganismus nach solcher Fixirung mit Pikrinsäure in Meerwasser genau dasselbe Aussehen zeigen wie im lebenden Zustande, so bin ich geneigt, mit Schmitz anzunehmen, dass „das mittelst Pikrinsäure gehärtete Material diese ursprüngliche Structur ziemlich unverändert“ zeigt.

3) A. Meyer, Das Chlorophyllkorn. Leipzig 1883, Taf. I, Fig. 14.

4) Schimper, l. c. p. 156.

Eine Vergrösserung bis auf ca. 2500 Mal zeigte mir nun, dass die bei schwächerer Vergrösserung sich zeigende Punktirung davon herrührte, dass die Phaeoplasten aus einem ganz farblosen, netzförmigen „Stroma" bestehen, dessen Maschenräume aber dunkler erscheinen und, soweit ich es zu sehen vermochte, mit Farbstoff erfüllt waren.

Die Frage, ob der Farbstoff in geformten Körnern oder „Grana" in der farblosen Grundmasse eingelagert ist, wie Meyer[1]) für die Autoplasten höherer Pflanzen annimmt, oder ob er die „Vacuolen" des „farblosen Stroma" als eine zähflüssige Substanz erfüllt [cfr. Schimper[2])] — dies mit gehöriger Sicherheit zu entscheiden, dazu eignen sich die Phaeoplasten bei Fucus serratus nicht, indem die Maschenräume ihrer Gerüste nur von ausserordentlich geringer Grösse sind.

Meinen Beobachtungen zufolge aber glaube ich jedoch mit Sicherheit behaupten zu können, dass das netzartige Gerüst völlig farblos ist, so wie dies auch Pringsheim[3]) behauptet, und nicht von Farbstoff durchdrängt ist, wie Schmitz[4]) geneigt ist anzunehmen oder von Farbstoff überzogen, wie Tschirch[5]) nach Beobachtungen an Chlorophyllkörnern annimmt.

Rücksichtlich des Baues der farblosen Grundmasse der Phaeoplasten liess sich in allen dahin untersuchten Fällen ein relativ breiter und verhältnissmässig stark lichtbrechender Randtheil deutlich wahrnehmen, welcher durchaus homogen und nicht wie die inneren Partieen der Grundmasse, welche er wie eine Membran ringsum einhüllte, von Hohlräumen durchbrochen war. Eine ähnliche peripherische Schicht, welche die „Grana" einhüllt, glaubt auch Meyer[1]) gesehen zu haben: „Obgleich es wegen der Kleinheit des Objectes kaum möglich ist, diese Frage mit absoluter Gewissheit zu entscheiden, habe ich doch in einigen günstigen Fällen den Eindruck erhalten, als seien auch die Grana der äussersten Ränder noch von einer feinen, stark lichtbrechenden Masse überzogen."

1) Meyer, l. c. p. 24.

2) Schimper, l. c. p. 152.

3) Pringsheim, Ueb. Lichtw. u. Chlorophyllf. etc. Pringsh. Jahrb. f. w. B., Bd. XII.

4) Schmitz, l. c. p. 36.

5) Tschirch, Morph. d. Chlorophyllk., Sitzungsberichte der Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin 1884, p. 76.

Betreffs der Bildung der Fucosankörnchen, welche die Phaeoplasten umgeben, erheben sich jetzt die Fragen: Werden die Körnchen als solche in den Phaeoplasten selbst gebildet? oder wird in den Phaeoplasten durch die Assimilation irgend eine Flüssigkeit gebildet, welche, wenn sie nach dem Ausscheiden von den Phaeoplasten mit dem angrenzenden Zellplasma in Berührung kommt, von diesem aufgenommen wird und sich dann erst in feste Körnchen umwandelt?

Die zahlreichen, sorgfältigen Untersuchungen, die ich im Sommer 1891 an der Westküste Norwegens darüber anstellte, führten mich zu der Annahme, dass die Körnchen nicht ein directes Product des Chromatoplasmas sein können, so wie die Amylumkörner bei den höheren Pflanzen, sondern dass sie vielmehr erst ausserhalb der Phaeoplasten in dem Cytoplasma angelegt werden.

Höchst wahrscheinlich wird in den Phaeoplasten irgend ein Assimilationsproduct gebildet, welches sich im angrenzenden Cytoplasma in die feinen Fucosankörnchen umwandelt. Während nämlich energisch assimilirende Phaeoplasten niemals in ihrem Inneren Körnchen erkennen lassen, sind sie, wie schon oben erwähnt, immer von einer dünneren oder dickeren Sphäre ungeheuer feiner Körnchen umgeben. Immer wird man die feinsten Körnchen in der unmittelbarsten Nachbarschaft der Phaeoplasten finden, während die grösseren den Plasmaströmen folgen, hier wachsen und sich zuletzt in der Mitte der Zellen anhäufen (Taf. IX, Fig. 17)[1]).

Dieser Umstand zwingt zu der Annahme, dass die Fucosankörnchen erst ausserhalb den Phaeoplasten angelegt werden. Zu einer ähnlichen Annahme ist auch Schmitz[2]) gekommen, wenn er von den „stärkeartigen Körnern" bei den Florideen[3]) und Phaeophyceen[3]) sagt:

„Wenn also diese stärkeartigen Körner auch nicht im Inneren der Chromatophoren gebildet werden, so entstehen sie doch überall

---

1) Da die Phaeoplasten in den Speicherungszellen nicht so dicht aneinander gedrängt liegen wie in den Assimilationszellen, lassen sich auch hier selbstverständlich die Einzelheiten am besten und leichtesten erkennen.

2) Schmitz, Chromatophoren u. s. w., p. 152.

3) Schmitz, a. a. O. p. 154.

nur unter dem directen Einfluss und unter der Mitwirkung dieser Chromatophoren: es scheint fast, als würde von den Chromatophoren irgend eine gelöste Substanz ausgeschieden und von dem nächst angrenzenden Protoplasma aufgenommen, das nun seinerseits sofort an dieser Stelle die stärkeartigen Körner erzeugt."

„Es treten auch hier in ganz derselben Weise wie bei den Florideen längs der Aussenfläche der Chromatophoren kleinere oder grössere, glänzende Körnchen auf, die unverkennbar unter dem Einfluss dieser Chromatophoren in dem unmittelbar angrenzenden Protoplasma angelegt und erst nachträglich durch die Bewegungen des Protoplasmas in der ganzen Zelle umhergeführt werden."

Ich habe mich vielfach bemüht zu untersuchen, ob bei den Phaeophyceen eine directe Abhängigkeit der Körnchen von dem Zellkerne nachzuweisen sei. Bekanntlich behauptet Schimper[1]) dies für die Florideen. In dieser Richtung untersuchte ich sowohl ältere als jüngere, nicht assimilirende Zellen. Obwohl manchmal zahlreiche kleine Körner die Zellkerne umgaben, bin ich doch eigentlich niemals davon überzeugt worden, dass diese Fucosankörnchen dadurch gebildet sind, dass, wie nach Schimper, von dem Zellkerne „ein Stoff" ausgeschieden wird, welcher von dem Cytoplasma in die kleinen Fucosankörnchen umgewandelt werde.

Ich nehme vielmehr mit Schmitz an, dass die kleinen Fucosankörnchen dem Zellkerne durch die Plasmaströmungen in der Zelle zugeführt werden.

Was die chemische Natur der Fucosankörnchen anbelangt, so sind die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchungen folgende:

Osmiumsäure. Zusatz von 2procentiger Lösung von Osmiumsäure bewirkte folgendes Phänomen: Sämmtliche Fucosankörnchen dehnten sich im Gesichtsfelde bis etwa zum doppelten ihres ursprünglichen Volumens aus, ihre sonst scharfen Conturen wurden immer verwischter, die einzelnen Körner flossen zusammen, Vacuolen entstanden und bald war nichts mehr davon zu sehen. Eine Braunfärbung, wie von Reinke und Berthold angegeben, habe ich niemals beobachtet.

---

1) Schimper, l. c. p. 206.

Destillirtes Wasser. Zusatz von destillirtem Wasser löst theilweise die Fucosankörnchen. Successive Erwärmung am heizbaren Objecttisch bewirkte bei einer Temperatur von 75° C. constant eine vollständige Lösung der Fucosankörnchen. Das ganze Phänomen verlief in seinen Einzelheiten in folgender Weise:

Bei einer Temperatur von 40° C. konnte man die ersten Veränderungen spüren, indem die scharfen Conturen der einzelnen Körnchen verloren gingen und gleichzeitig das Lichtbrechungsvermögen immer schwächer wurde. Bald beobachtete man, wie einzelne Körnchen schon zusammenflossen, während andere ein deutliches Aufschwellen zeigten. Bei einer Temperatur von 75° C. flossen endlich sämmtliche Körnchen zusammen nach vorherigem starken Aufschwellen. Wenige Augenblicke nachher war in den Zellen nichts als Plasma und Phaeoplasten sichtbar. Mehrere Versuche mit destillirtem Wasser zeigten alle, dass die volle Lösung der Körnchen stets bei einer Temperatur von 75° C. erfolgte.

Alkohol. Bei Behandlung mit starkem (96procentigem oder absolutem) Alkohol fliessen die Körnchen zusammen, ohne gelöst zu werden. Es wurden kugelähnliche Tropfen gebildet, die weiterhin, sogar in destillirtem Wasser, unlöslich und von dem durch den Alkohol gelösten Chlorophyllfarbstoff tingirt waren.

Alkohol-Aether. Behandlung mit dieser Mischung (zwei Theile 96procentiger Alkohol, ein Theil Aether) ergab dasselbe Resultat wie mit Alkohol allein. Auch hier sah man die grossen zusammengeflossenen „Tropfen“, deren chemische Natur durch die später zu erwähnende Doppelfärbung mit Eosin und Methylgrün nachgewiesen wurde.

10procentige Natronlauge. Zusatz von dieser Lösung zeigte auch ähnliche Wirkung. In einzelnen Zellen fanden sich recht grosse Körner, augenscheinlich durch Zusammenfliessen mehrerer kleinen entstanden, welche sich gar nicht lösten, auch nicht, wenn die zugesetzte Flüssigkeit zum Kochen erhitzt wurde.

Verdünnte Chlorwasserstoffsäure ergab folgende Reactionen:

Unter der successiven Zuströmung der Säure contrahiren die Körnchen sich ein wenig und schmelzen zu tropfenförmigen Massen

zusammen, welche aber bald nachher in einen völligen Lösungszustand eintreten (cfr. Berthold).

Ammoniak. Zusatz einer ziemlich concentrirten Ammoniaklösung bewirkte eine aussergewöhnlich schnell eintretende Lösung (cfr. Berthold).

1procentige $HgCl_2$-Lösung. Sublimat liess die Plasmafäden in den Zellen ganz schön hervortreten; die Körnchen aber schwollen stark auf; danach erfolgte baldige Lösung. Eine Fixirung der Körnchen, wie nach Berthold, war nicht zu beobachten.

Jodlösungen. Zusatz von Jod-Jodkalium bewirkte, wie auch von Schmitz erwähnt, gar keine Färbung der Körnchen. Metallisches Jod, in destillirtem Wasser gelöst, brachte dagegen sämmtliche Körnchen zum Zusammenfliessen und darauffolgender baldigen Lösung.

Jod in Meerwasser (cfr. Strasburger: Botanisches Practicum, p. 310) fixirte sowohl die Phaeoplasten als auch die sonst so empfindlichen Fucosankörnchen sehr schön, ohne ihre Gestalt und gegenseitige Lage im Geringsten zu zerstören.

Färbungsversuche. Die Fucosankörnchen liessen sich von Methylgrün in wässeriger Lösung sehr schön tingiren, jedoch nach vorheriger Fixirung mit Jod in Meerwasser. Schöne Doppelfärbungen lassen sich durch folgendes Verfahren erreichen. Nachdem dünne Tangentialschnitte aus den oberen Theilen der Mittelrippe in einer Lösung von metallischem Jod in Meerwasser ca. eine Minute lang durch stetige Schwenkung behandelt waren, wurden sie möglichst schnell in 50procentigen Alkohol eingetragen, gut ausgewaschen und nachher in eine Eosinlösung (1 g Eosin wurde in 20,5 cc Wasser gelöst, dann 20,5 cc Alkohol zugesetzt) eingetragen. Nach 4 bis 5 Minuten wurden die Schnitte dann wieder mit kaltem, destillirtem Wasser gewaschen[1]), worauf sie mit einer wässerigen Methylgrünlösung $1^1/_2$—2 Minuten behandelt wurden (zu 0,4 g Methylgrün 90,0 cc destillirtes Wasser). Dann wurden sie wieder gut gewaschen.

---

1) Es sei hier ausdrücklich bemerkt, dass weder der Alkohol noch das destillirte Wasser nach der Fixirung mit Jodwasser irgend eine Einwirkung auf die Körnchen zeigten.

Die Chromatophoren waren von der Eosinlösung, welche sie mit scheinbarer Begier aufnehmen, schön hochroth gefärbt. Dadurch unterschieden sie sich scharf von den Fucosankörnchen, die nicht das Eosin aufgenommen hatten, sondern von dem Methylgrün gelbgrün bis grasgrün gefärbt waren. Dieser letztere Farbstoff theilte dagegen den protoplasmatischen Bestandtheilen der Zellen eine blaue Farbe mit. Durch die abstechende Farbe der Fucosankörnchen kamen selbst die kleinsten zum Vorschein, und daher war es auch sehr auffällig, wie jedes Chromatophor gleichsam mit einer relativ dicken Sphäre ungeheuer kleiner Körnchen umgeben war (s. p. 347).

In einzelnen Fällen erhält man auch schöne doppeltgefärbte Präparate durch vorhergehende Fixirung des Zellinhaltes mit einer sehr verdünnten Pikrinsäurelösung (1 Theil Pikrinsäure auf 7—8 Theile Meerwasser) und dann sorgfältiges Auswaschen der betreffenden Schnitte erst mit 30 procentigem, dann mit 50 procentigem Alkohol. Nachheriges Einlegen in Eosin- und Methylgrünlösungen (von derselben Zusammensetzung wie früher erwähnt), so dass die Schnitte in der ersteren ungefähr 40 Minuten, in der letzteren 6—7 Minuten lagen, gab im Grossen und Ganzen ausgezeichnete, ja sogar, besonders was die Deutlichkeit betrifft, oft viel schönere Bilder als durch das oben erwähnte Verfahren.

Versuche mit Doppelfärbungen nach der Hanstein'schen Methode (mit dem Anilinviolett) misslangen aber alle gänzlich.

Leider lassen die auf die erstere oder auf die andere Weise angefertigten Farbenpräparate sich nicht längere Zeit aufbewahren, höchstens 2—3 Tage und dann nur im Glycerin von passender Concentration, welches mit 2 procentiger Chlornatriumlösung versetzt ist.

Ferner sei hier noch bemerkt, dass es scheinbar nicht zu allen Zeiten gelingt, das Doppelfärben nach dem oben erwähnten Verfahren mit gutem Erfolge auszuführen. So zeigten Versuche mit Doppelfärben, die gegen Weihnachten angestellt wurden, dass die früher mit so ausgezeichnetem Erfolge benutzten Fixirungsmittel nunmehr die Fucosankörnchen alsbald lösten. Wahrscheinlich rührte dies daher, dass sich jene schon in den Zellen in einem Lösungszustande befanden.

Oefters gelingt unter solchen Umständen die Doppelfärbung durch folgendes Verfahren ziemlich gut: Man bereitet drei ver-

schiedene Lösungen von Jod in Meerwasser, wovon die eine ganz schwach, nur mit Stich ins Gelb, eine andere ein wenig stärker und die dritte ganz stark intensiv braun ist. Erst werden dann die Schnitte in der ersteren ca. 30—40 Minuten behandelt, danach ca. 10 Minuten in der anderen, worauf sie endlich in die dritte eingebracht werden, worin sie nur 2—3 Minuten liegen bleiben. Danach erfolgt sorgfältiges Auswaschen in 30procentigem Alkohol, höchstens 7—10 Minuten lang.

Rücksichtlich der inneren Structur der Fucosankörnchen bemerke ich Folgendes:

Wie oben erwähnt worden ist, lassen nach Schmitz die Körner „niemals im Inneren eine deutliche concentrische Schichtung wahrnehmen." Beobachtungen in dieser Richtung hin zeigten jedoch sämmtlich, dass die Fucosankörnchen, mit Ausnahme der ganz jungen, eben angelegten, eine deutliche, stark lichtbrechende Randschicht besassen. Ausserdem besitzen die älteren, grossen, wie sie in den unteren Thallustheilen oft gefunden werden, eine sehr deutliche und leicht zu beobachtende, genau concentrische Schichtung aus mehreren, meist 4—6 Schichten. Die Mitte der Körnchen wurde in allen beobachteten Fällen ohne Ausnahme von einem deutlich lichtbrechenden Kern eingenommen. Besonders bei Verwendung starker Oel-Immersion-Systeme und starker Blendung des Gesichtsfeldes in dem Mikroskope zeigte sich diese Schichtung recht schön.

Ob die Schichtung durch Apposition oder Intussusception oder durch eine späterhin eintretende innere Differenzirung entsteht, liess sich aber nicht mit entschiedener Gewissheit ausmachen.

Da, wie erwähnt, die Fucosankörnchen in warmem (75° C.), destillirtem Wasser löslich sind, wurde, um sie in isolirtem Zustande zu erhalten, folgende Methode angewandt.

Ca. 3 kg fein zerhackte Thallustheile (besonders von der Mittelrippe) von Fucus serratus wurden in zwei grossen Glaskolben mit so vielem destillirten Wasser übergossen, dass das Wasser die hineingebrachte Substanz eben deckte. Die Kolben wurden dann auf Wasserbädern bis auf 75° C. erhitzt. Zur Temperaturcontrole waren die Kolben mit durchbohrten Stöpseln mit daran befestigten Thermometern versehen. Nach einer 72 Stunden lang dauernden Digerirung bei der erwähnten Temperatur konnte man unter dem Mikroskope keine Fucosankörnchen in den Zellen der digerirten Thallustheile

mehr wahrnehmen; nur coagulirtes Plasma und theilweise entfärbte Phaeoplasten waren zu entdecken. Die unaufgelösten Substanztheile wurden dann abfiltrirt. Das Filtrat war von dem aufgelösten Phycophaeinfarbstoff sehr intensiv braun gefärbt; um diesen zu entfernen, wurde eine 20procentige Bleiacetatlösung zugefügt, wobei der Farbstoff als grosse zusammengeballte Massen gefällt wurde. Nach der Fällung und nachdem der im Ueberschuss zugesetzte Bleizucker durch Schwefelwasserstoff entfernt war, erschien das Filtrat beinahe wasserhell, doch mit relativ starker Opalescenz. Nach Einengen bis zu ca. $^1/_{10}$ seines ursprünglichen Volumens zeigte es folgende Reactionen.

Zusatz von Alkohol-Aether (erst Alkohol bis zur Fällung, dann Aether) zu dem mit Essigsäure angesäuerten Filtrate bewirkte alsbald einen intensiven, weissen und flockigen Niederschlag.

Durch Zusatz von Alkohol-Aether (auf dieselbe Weise zugesetzt wie oben) zu dem erst mit kohlensaurem Natron neutralisirten Filtrate war der Niederschlag gar nicht so intensiv wie im oben erwähnten Falle.

Alkohol (96procentiger) allein rief in dem durch einige Tropfen Chlorwasserstoffsäure angesäuerten Filtrate einen sehr schönen und dichten Niederschlag hervor.

Zusatz von schwefelsaurem Ammon in concentrirter Lösung bewirkte keine Fällung.

Zusatz von Chlornatrium in Substanz bewirkte keine Fällung.

Zusatz von schwefelsaurem Natrium in Substanz bewirkte auch keine Fällung.

Diesen erwähnten Reactionen gemäss wurde nun zur weiteren Verarbeitung folgender Weg eingeschlagen. Das Filtrat wurde in zwei gleich grosse Theile getrennt. Zu dem einen, welcher erst mit Essigsäure angesäuert war, wurde erst Alkohol (96procentiger) bis zur Fällung zugesetzt, dann Aether, bis die Fällung vollständig wurde.

Zu dem zweiten Theile, der mit einigen Tropfen verdünnter Chlorwasserstoffsäure angesäuert war, wurde nur 96procentiger Alkohol gefügt.

In beiden Fällen erschienen die Niederschläge sehr intensiv. Hier sei noch bemerkt, dass man beim Zusetzen der Fällungsmittel äusserst

vorsichtig sein muss, weil Zusatz eines zu grossen Ueberschusses leicht wieder Lösung des Niederschlages bewirkt. Ein angemessenes Verhalten zwischen Lösung und Fällungsmittel schien folgendes zu sein:

Zu 100 cc Lösung wird 400 cc Alkohol (von 90procentiger Stärke) und (wenn man Alkohol-Aether benutzt) noch 200 cc Aether zugesetzt.

Nach mehrstündigem Stehen wurden die Niederschläge, die sich dann völlig abgesetzt hatten, abfiltrirt und sorgfältig beziehungsweise mit Alkohol-Aether oder mit Alkohol allein ausgewaschen. Der Alkohol-Aether-Niederschlag, aus der essigsauren Lösung erhalten (Niederschlag *a* im Folgenden), war beinahe ganz schneeweiss, während der durch Alkohol in salzsaurer Lösung erhaltene (Niederschlag *b*) ganz aschgrau war, welche Farbe er merkwürdiger Weise selbst nach mehrmaligem Auflösen und abermaligem Ausfällen nicht verlor.

Zu dem Filtrate von dem Niederschlage *b* wurde Aether zugesetzt (in dem früher erwähnten Verhältniss), wodurch ein schöner, beinahe rein weisser Niederschlag *c* erschien.

Die drei Niederschläge wurden dann im Vacuum über concentrirter Schwefelsäure getrocknet, in welchem Zustande sie sämmtlich ein braunes, gummiartiges Aussehen darboten; nach Zerreiben aber bildeten die Niederschläge *a* und *c* ein weisslich-gelbes Pulver; der Niederschlag *b* gab dagegen ein graues Pulver.

Die angestellten Aschenanalysen ergaben:

1. Niederschlag *a*.

0,5520 g Substanz lieferten 0,0149 g Asche, entsprechend *2,69* %.

2. Niederschlag *b*.

0,3088 g Substanz lieferten 0,0277 g Asche, entsprechend *8,97* %.

3. Niederschlag *c*.

0,1878 g Substanz lieferten 0,0018 g Asche, entsprechend *0,96* %.

Stickstoffanalysen zeigten, dass die Niederschläge *a* und *c* nur Spuren von ($a = 0,16$ % und $c = 0,15$ %) und *b* gar keinen

Stickstoff enthielten. Die Stickstoffgehalte müssen somit als Verunreinigungen betrachtet werden.

Zu Verbrennungsanalysen wurde der Niederschlag *c*, der, wie oben gezeigt, der reinste war, benutzt. Die einzelnen Ergebnisse der Analysen theile ich nachstehend mit.

1. 0,1110 g Substanz, entsprechend 0,1099 g aschenfreier Substanz, lieferten 0,1751 g CO_2 und 0,0698 g H_2O. 2. 0,1418 g Substanz, entsprechend 0,1404 g aschenfreier Substanz, lieferten 0,2243 g CO_2 und 0,07959 g H_2O. 3. 0,037 g Substanz, entsprechend 0,0366 g aschenfreier Substanz, lieferten 0,0602 g CO_2 und 0,0226 g H_2O.

	Berechnet für $C_6H_{10}O_5$		Gefunden 1.	2.	3.
C =	72	44,44 %	44,55 %	43,59 %	44,86 %
H =	10	6,17 „	7,10 „	6,28 „	6,86 „.

Obgleich die Zahlen nicht besonders gut übereinstimmen, was sich zum Theile aus der geringen Quantität Substanz erklären lässt, liefern sie doch einen genügenden Beweis dafür, dass dem analysirten Körper, dem Fucosan, die Formel $(C_6H_{10}O_5)_n$ zukomme.

Zum Vergleiche gebe ich die für die übrigen Kohlenhydrate berechneten Procentgehalte an Kohlenstoff und Wasserstoff an:

	$C_6H_{12}O_6$	$C_{12}H_{22}O_{11}$	$C_6H_{12}O_5$	$C_6H_{10}O_5$	Fucosan Mittel aus den 3 Analysen
C =	40,00 %	42,11 %	43,59 %	44,44 %	44,33 %
H =	6,66 „	6,43 „	7,37 „	6,17 „	6,75 „.

Aus dieser Zusammensetzung ist es ersichtlich, dass die gefundenen Zahlen am besten mit den für $(C_6H_{10}O_5)_n$ berechneten übereinstimmen. Dass die Durchschnittszahlen der gefundenen Procentgehalte des Fucosans auch eine mässige Uebereinstimmung mit den für $C_6H_{12}O_5$ berechneten Zahlen zeigen, lässt sich daraus erklären, dass schon ein kleiner Theil des Fucosans durch die Behandlung mit Chlorwasserstoffsäure (s. p. 356) invertirt worden war.

Es empfiehlt sich daher, wenn man das Fucosan durch Fällung mit Alkohol-Aether in salzsaurer Lösung herstellen will, bei so niedrigen Temperaturen wie möglich zu arbeiten. Sonst tritt leicht eine Inversion ein.

Bezüglich des Reductionsvermögens giebt das Fucosan beim Kochen mit der Fehling'schen Lösung:

1. *Ohne vorherige Inversion:*	eine ganz schwache Reduction, welche zudem erst nach einiger Zeit eintritt.
2. *Nach vorhergehender Inversion* durch Kochen mit Chlorwasserstoffsäure:	eine kräftige, augenblicklich eintretende Reduction.
3. *Nach vorhergehender Inversion* durch Behandlung mit Speichel:	eine kräftige, augenblicklich eintretende Reduction.

Das Fucosan dreht die Polarisationsebene stark links, indem sein specifisches Rotationsvermögen $[\alpha]_D = -43{,}4^0$ ist.

Nach Digestion mit Hefe und darauffolgendem Kochen mit Chlorwasserstoffsäure reducirt das Fucosan noch die Fehling'sche Lösung, wonach das Fucosan ein nicht direct gährungsfähiges Kohlenhydrat ist, eine Thatsache, die auch zu Gunsten der Zusammensetzung $(C_6H_{10}O_5)_n$ spricht.

Das Fucosan ist in süssem Wasser sehr leicht löslich. Es ist geschmacklos und schmilzt nicht, verkohlt aber beim Erhitzen bis auf 200° C.

Eine Fucosanlösung zeigt Jod-Jodkalium gegenüber gar keine Farbenreactionen.

Nachdem meine Arbeit fast vollendet war, finde ich im Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft zu Berlin, Bd. 23, 1, 1890, p. 1752, eine Notiz von den Herren Günther und Tollens über ein Kohlenhydrat, Fucose, von der Zusammensetzung $C_6H_{12}O_5$.

Ich bin geneigt anzunehmen, dass hier ein theilweise invertirtes Fucosan vorliegt. Jedenfalls sprechen die Darstellungsweise und die Eigenschaften der Fucose sehr dafür. Die Fucose wurde nämlich durch Kochen von Fucus-Arten mit verdünnter Schwefelsäure erhalten. Während, wie gezeigt, das Fucosan alkalische Kupfersulfatlösung nicht ohne vorherige Inversion reducirt, reducirt die Fucose eine solche stark direct.

Die Fucose schmeckt ferner süss und dreht die Polarisationsebene ungefähr doppelt so stark links wie das Fucosan, indem $[\alpha]_D = -77^0$.

Das Filtrat nach der Fucosanfällung hatte einen eigenthümlichen, aldehydartigen Geruch. Stenhouse[1]) fand 1850 in den Fucaceen ein allgemein verbreitetes Aldehyd, Namens Fucusol und von der Zusammensetzung $C_5H_4O_2$.

Es scheint mir nicht ungerechtfertigt anzunehmen, dass dies Aldehyd das primäre Assimilationsproduct bei den Fucoideen repräsentire, und also in einer ähnlichen Relation zum Fucosan steht, wie das Formaldehyd zur Stärke bei den höheren Pflanzen.

Erklärung der Tafeln.

Tafel VII.

Fig. 1. Tangentialer Längsschnitt aus den oberen Thallustheilen von Pelvetia canaliculata, die Assimilationszellen mit den seitlichen Porenverbindungen in der Oberflächenansicht zeigend. Vergr. 220.

Fig. 2 und 3. Radiale Längsschnitte durch die Haftscheibe von Pelvetia, die Verbindung zwischen Assimilationszellen und Verstärkungshyphen zeigend. Vergr. 440.

Fig. 4. Radialer Längsschnitt aus den mittleren Thallustheilen von Pelvetia, die radialen Porenverbindungen zwischen den Zellen zeigend. Vergr. 220.

Fig. 5. Querschnitt durch die mittleren Thallustheile von Pelvetia, den Uebergang zwischen Speicherungszellen und Leitungszellen zeigend. Vergr. 220.

Fig. 6. Die Speicherungszellen wachsen direct zu Verstärkungshyphen aus; die Porenmembranen sind von feinen Löchern durchbrochen. Vergr. 530.

Fig. 7. Querschnitt aus den mittleren Thallustheilen von Pelvetia; während die Assimilationszellen sich zweimal theilen, theilen sich die Speicherungszellen nur einmal. Vergr. 440.

Tafel VIII.

Fig. 8. Siebzelle bei Fucus serratus. Auf der einen Seite entspringt eine Verstärkerungshyphe. Die Zellen von Fucosankörnchen erfüllt. Vergr. 530.

---

1) J. Stenhouse, Ueber die Oele, die bei der Einwirkung der Schwefelsäure auf verschied. Vegetabilien entstehen. Annalen d. Chemie und Pharmacie, Bd. 74, 1850, p. 284 f.

Fig. 9. Speicherungszellen aus der Mittelrippe von Fucus serratus, von Fucosankörnchen erfüllt. Vergr. 530.

Fig. 10. Assimilationszellen und Speicherungszellen aus der Mittelrippe bei Fucus serratus.

Fig. 11. Siebzellen aus den oberen Thallustheilen von Pelvetia, die Verbindungen in der Längs- und Querrichtung zeigend. Vergr. 440.

Fig. 12. Radialer Längsschnitt aus den mittleren Thallustheilen von Pelvetia, den Ursprung der Verstärkungshyphen zeigend. Vergr. 220.

Fig. 13. Verstärkungshyphe aus der Mittelrippe von Fucus serratus. Vergr. 440.

Fig. 14. Siebzelle aus den untersten Thallustheilen von Pelvetia. Sie geht allmählich in Verstärkungshyphen über. Vergr. 440.

Fig. 15. Verästelte Verstärkungshyphe, welche von der untersten Seite der Haptere hervorragt. Vergr. 440.

Tafel IX.

Fig. 16. Querschnitt durch den stielartigen Theil des Thallus von Sargassum bacciferum. Vergr. 220.

Fig. 17. Speicherungszelle von Fucus serratus, die Relation der Fucosankörnchen zu den Phaeoplasten zeigend. Vergr. 440.

Fig. 18. Siebröhre bei Sargassum bacciferum, die Verbindungsweise in der Längsrichtung zeigend. Vergr. 530.

Fig. 19. Pore in der Wand zwischen zwei Speicherungszellen bei Sargassum bacciferum. Vergr. 960.

Fig. 20. Siebzelle aus den oberen Thallustheilen von Fucus serratus. Die Phaeoplasten stark in der Länge gestreckt. Vergr. 440.

Fig. 21. Längsschnitt durch eine ganz junge Blase. Vergr. 530.

Fig. 22. Querschnitt durch eine mit concentrirtem Glycerin behandelte Verstärkungshyphe von Pelvetia, die Schichtung der Wände ganz schön zeigend. Vergr. 440.

Fig. 23. Radialer Längsschnitt durch den stielartigen Theil des Thallus von Sargassum bacciferum. Vergr. 530.

Tafel X.

Fig. 24. Querschnitt durch einen Flachsprossen von Sargassum bacciferum. Vergr. 530.

Fig. 25. Partie aus der Wand einer älteren Blase. Vergr. 530.

Fig. 26. Siebzellen aus den untersten Thallustheilen von Pelvetia; seitlich aus diesen entspringen Verstärkungshyphen. Vergr. 440.

Fig. 27. Verästelte Verstärkungshyphen, die von der untersten Seite der Haptere von Pelvetia hervorragen. Vergr. 440.

Fig. 28. Assimilationszellen des Flachsprossen von Sargassum bacciferum in der Oberflächenansicht, die undulirten Wände zeigend. Vergr. 440.

Fig. 29a u. b. Theile einer Siebzelle aus dem stielartigen Theile des Thallus von Sargassum bacciferum, gefässähnliche Wandverdickungen zeigend. Vergr. 530.

Fig. 30. Haarbildung von der inneren Wand einer alten Blase von Sargassum bacciferum. Vergr. 530.

Ueber die Bestäubungs-Verhältnisse bei den Juncaceen.

Von

Franz Buchenau.

Mit Tafel XI u. XII.

Ueber die Bestäubungs-Verhältnisse bei den Juncaceen ist bis jetzt nicht viel bekannt geworden. Bald nachdem die Aufmerksamkeit der Biologen sich auf diese Lebenserscheinungen gerichtet hatte, erkannte man, dass die Juncaceen zu den proterogynen Dichogamen gehören. Wegen der meistens unscheinbaren Blüthen, des glatten Pollens und der oft langen, glashellen Papillen hielt man sie wohl allgemein für windblüthig, ohne zu ahnen, welche Fülle verschiedener Verhältnisse diese in ihrem Aeusseren so bescheidene Familie darbietet.

Erst 1871 lenkte A. Batalin durch einen Aufsatz in der Botanischen Zeitung die allgemeine Aufmerksamkeit auf Juncus bufonius, indem er behauptete, dass diese fast ubiquitäre Pflanze entgegen der allgemeinen Annahme sich regelmässig bei geschlossenen Blüthen selbst befruchte, und dass überdies die bis dahin gewöhnlich für sechsmännig erklärte Pflanze meist — mindestens in Russland — dreimännig sei. Diese Publication erregte natürlich das grösste Aufsehen und gab Veranlassung zum Erscheinen mehrerer Aufsätze über den Gegenstand. (Die Titel siehe unten

bei Juncus bufonius.) Durch diese Erörterungen wurde festgestellt, dass J. bufonius (entgegen den Behauptungen von Batalin) seine Blüthen sehr häufig sternförmig öffnet und dadurch Gelegenheit zu Kreuzungen (durch Vermittelung des Windes oder durch Erschütterungen?) bietet, dass aber daneben allerdings die von ihm beobachtete Kleistogamie, namentlich an terminalen und triandrischen Blüthen vielfach und anscheinend überall vorkommt.

Nach dieser Anregung ist dann doch wieder eine lange Pause eingetreten. Nur gelegentlich wurden Notizen über Luzula pilosa (bereits 1867), Juncus filiformis (1869) und L. campestris veröffentlicht. 1888 erschien als 10. Heft des zweiten Bandes der „Bibliotheca botanica" die Arbeit von A. Schulz: Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung der Pflanzen", welche auch einige Beobachtungen über Juncaceen mittheilt. Dieselben sind offenbar mit Sorgfalt, aber anscheinend nur auf Excursionen (nicht unter wiederholter Beobachtung einzelner bestimmter Pflanzen bezw. Blüthen) angestellt und erschöpfen daher den Gegenstand auch für die fünf in Betrachtung gezogenen Arten (bezw. Formen): Juncus squarrosus, compressus, Luzula nemorosa, campestris, nigricans, nicht. In der zweiten Hälfte der Arbeit von A. Schulz (Bibliotheca botanica, 1890, 1. Heft) sind auf p. 171 noch behandelt: Juncus effusus, lampocarpus, Luzula Forsteri und spadicea. — Auch die an biologischen Beobachtungen reiche „Flora von Stuttgart und Umgebungen" von O. Kirchner (1888) enthält einige, zwar nicht erschöpfende, aber im Wesentlichen richtige Beobachtungen über die Anthese der hierher gehörenden Gewächse. Endlich gab ich in meiner (im September 1890 in Engler's Jahrbüchern, Bd. XII, erschienenen) Monographia Juncacearum[1]) auf p. 41 und 42 eine gedrängte Uebersicht meiner Beobachtungen über die Mechanik des Aufblühens, die geschlechtlichen Verhältnisse, Befruchtung und Kleistogamie und wies darauf hin, dass eine genauere Darlegung dieser Verhältnisse sehr wünschenswerth sei. Eine solche beabsichtige ich nunmehr auf den nächstfolgenden Seiten zu geben.

---

1) Um nicht ruhmredig zu erscheinen, habe ich bei der Publication dieser Arbeit nicht erwähnt, dass dieselbe im November 1889 durch den De Candolleschen Preis ausgezeichnet wurde; auf besonderen Wunsch des Herrn Alphons De Candolle trage ich dies aber hiermit nach.



In Betreff der Methode der Beobachtung ist zu bemerken, dass fast alle Juncaceen mit Beziehung auf das Oeffnen ihrer Blüthen äusserst empfindlich gegen Eingriffe in ihre Vegetation (Abschneiden, Verpflanzen u. s. w.) sind. Das Aufblühen beruht auf der nur einmal auftretenden Turgescenz einer Zone des Blüthengrundes, welche Turgescenz bald nur einige Stunden, bald einen bis zwei Tage (sehr selten länger) dauert. Wohl öffnen sich manchmal völlig zum Aufblühen reife Blüthen beim Verweilen in der Botanisirbüchse (ein Beweis, dass das Tageslicht an dem betreffenden Tage für das Aufblühen nicht absolut nöthig ist) oder bei der Cultur abgeschnittener Stengel im Wasser, in der Regel aber tritt die Turgescenz bei den Blüthen abgeschnittener oder kürzlich verpflanzter Exemplare nicht ein (falls nicht das Verpflanzen sehr rasch und mit ganz vollständigem Ballen geschehen ist; an Knospenexemplaren, welche mit völlig erhaltenem Ballen auf der Post versandt worden waren, entwickelten sich gewöhnlich, selbst bei sofortigem Einpflanzen nach der Ankunft und sorgfältigster Pflege, die Blüthenstände nicht weiter, sondern vertrockneten). Dieser Umstand erschwert die Beobachtungen sehr. Es ist, um volle Klarheit über den Verlauf der Anthese zu gewinnen, durchaus nothwendig, die einzelnen durch Papierreiterchen oder bunte Fäden bezeichneten Blüthen in ihrer Entwickelung auf der unberührten Pflanze zu verfolgen. Dies ist aber nur möglich, wenn man (etwa bei einem Aufenthalte auf dem Lande, im Gebirge oder in einem kleinen Badeorte) ein und dieselbe Pflanze mehrmals am Tage an ihrem natürlichen Standorte besuchen kann, oder wenn man die Pflanzen cultivirt (am besten im Topfe, den man zu jeder Zeit in das Studirzimmer nehmen kann). Freilich ist auch bei den Topf-Culturen die grösste Vorsicht geboten, denn jede der Pflanze nicht ganz willkommene Behandlung vermindert die Energie und Dauer der Turgescenz und bedingt daher oft einen ganz abnormen Verlauf der Anthese.

Meine im Nachstehenden mitgetheilten Beobachtungen sind im Laufe verschiedener Jahre gesammelt worden und sind daher, wenn auch zuverlässig, so doch sehr verschieden vollständig. Ich gebe sie am Schlusse der allgemeinen Darlegung in gedrängter Kürze wieder, damit spätere Forscher sie leichter wiederholen und prüfen können. — Dabei brauche ich wohl kaum besonders hervorzuheben, dass man nicht erwarten darf, die Erscheinungen unter allen Um-

ständen völlig genau so wieder zu finden, wie ich sie beobachtete. Unter den zahlreichen Blüthen einer Pflanzenart giebt es immer gelegentlich einmal einen Sonderling, welcher von der Regel abweicht, ohne dass man in der Lage wäre, einen Grund für dieses abweichende Verhalten anzugeben. Ganz abnorme Witterungserscheinungen werden gewiss in vielen Fällen von Einfluss auf den Verlauf der Anthese sein. Ferner wissen wir, dass viele Pflanzenarten sich in verschiedenen Gegenden verschieden verhalten. Ich brauche nur an die schönen Beobachtungen Warmings zu erinnern, durch welche festgestellt wurde, dass nicht wenige Pflanzenarten bei uns dichogam, in Grönland aber homogam sind, so dass ihre Bestäubung bei uns allogam, in Grönland autogam erfolgt. Für diese Anpassungsfähigkeit liefert auch das unten über L. spadicea Gesagte ein beachtenswerthes Beispiel. — Endlich sind unter den Juncaceen einzelne Arten (z. B. J. lampocarpus) im Verlaufe der Phasen der Anthese weniger streng an die Tagesstunden, den Oeffnungswinkel und Aehnliches gebunden, als die grosse Mehrzahl der anderen Arten.

Auf eine eigenthümliche Fehlerquelle wurde ich erst im Laufe der Untersuchung aufmerksam. Cultivirt man nämlich die Pflanzen im Zimmer bei geschlossenen Fenstern (wozu man ja bei uns im April und Mai der niedrigen Aussentemperaturen wegen meistens genöthigt ist), so erhalten sich die Narbenpapillen weit länger frisch als im Freien (selbst dann, wenn im Zimmer geheizt wird). Offenbar wirkt der Wind (selbst bei feuchtem Wetter) austrocknend auf die Papillen ein. Es ist daher gerathen, bei solchen Culturen noch, wenn irgend möglich, Controlexemplare im Freien stehen zu lassen.

Zu besonderem Danke bin ich Herrn Prof. Dr. Anton Kerner, Ritter v. Marilaun, verpflichtet, der mir in entgegenkommendster Weise einige in den Alpen angestellte Beobachtungen über die Anthese von Luzula nivea, Juncus triglumis und lampocarpus zur Verfügung stellte.

Alle Juncaceen sind (soweit nicht etwa die Blüthen diklinisch und diöcisch sind, was bei den südamerikanischen Gattungen Distichia, Patosia und Oxychloë der Fall ist) proterogyne Dichogamen. Die

Dauer des (ersten) weiblichen Stadiums ist freilich sehr verschieden; sie schwankt von wenigen Stunden (Juncus tenuis) bis zu mehreren Tagen (die im Frühjahre blühenden Luzula-Arten). Auf den weiblichen Zustand folgt fast ausnahmslos der Zwitterzustand (Taf. XI, Fig. 25); nur bei Luzula campestris und zuweilen bei L. spadicea verstreicht oft zwischen beiden Stadien eine so lange Zeit, dass die Narben längst vertrocknet sind, ehe die Staubbeutel aufreissen; dann folgt also auf das weibliche Stadium ein geschlechtsloses Intervall und dann das männliche Stadium. — An das Zwitterstadium schliesst sich zuweilen noch ein kurzes weibliches Stadium, in welchem die Narben — nach völliger Entleerung der Staubbeutel und (bei den chasmogamen Blüthen) nach Schliessung des Perigons — noch empfängnissfähig sind. — Die meisten Arten blühen chasmógam, einige wenige aber gelegentlich kleistogam. Ausschliesslich kleistogam blüht — soweit bis jetzt bekannt — der australische Juncus homalocaulis F. v. Müller, und vielleicht die nordamerikanischen Arten J. setaceus Rostkovius und J. repens Michx. Sind die Narben zu der Zeit, wann das Perigon sich schliesst, noch frisch, so folgt, wie schon oben bemerkt, auf das Zwitterstadium noch ein weibliches Stadium, in welchem übrigens, wenn ein Theil der Narben eingeschlossen wird, dann auch noch Autogamie — Befruchtung durch den eigenen, auf den Perigonblättern umherliegenden Blüthenstaub — erfolgen kann. Selten schliesst sich das Perigon nur unvollständig, und wenn dann die Antheren noch guten Pollen enthalten (bis jetzt nur bei L. nivea und lutea beobachtet), so können die Blüthen noch kurze Zeit hindurch als männliche functioniren.

Eine eigenthümliche, aber zum Schutze der Narben und zur Sicherung der Befruchtung höchst wirksame Einrichtung besitzen die im ersten Frühjahre blühenden Luzula-Arten: L. pilosa, campestris, vielleicht auch L. silvatica. Bei ihnen treten die ausserordentlich langen Narben nur mit der oberen Hälfte aus dem noch geschlossenen Perigon hervor; die untere Hälfte bleibt zwischen den Spitzen der Perigonblätter verborgen. Da der so erreichte Zustand mehrere Tage dauert, so vertrocknen häufig die vorgestreckten Theile der Narben, aber die eingeschlossenen Theile bleiben frisch. Seltener (namentlich bei L. campestris) sterben die Narben völlig ab, ehe die Beutel der betreffenden Blüthen sich öffnen. Wäre dies allgemein der Fall, so würden die zuerst entwickelten weiblichen Blüthen kaum

Aussicht haben, befruchtet zu werden. Wie aber die Einrichtung jetzt ist, so sind im ersten Stadium der Anthese die vorgestreckten Theile der Narbe (bei noch geschlossenem Perigon!) im Stande, den umherstäubenden Pollen anderer Blüthen aufzufangen; später aber, wenn das Perigon sich öffnet und die Staubbeutel aufreissen, sind die unteren Theile der Narben noch empfängnissfähig und können (ausser fremdem Pollen) namentlich den Pollen der eigenen Blüthe auffangen, also die bei den Juncaceen offenbar sehr wirksame Autogamie sichern! —

Nach diesem kurzen Ueberblicke möchte ich zunächst auf eine eigenthümliche Erscheinung aufmerksam machen, welche gewiss auch bei anderen Pflanzen nicht selten ist, welche aber noch nicht die genügende Beachtung gefunden zu haben scheint. Es ist dies das Blühen in Pulsen. Die Erscheinung besteht darin, dass die sämmtlichen Blüthen einer Art und eines bestimmten Standortes an einigen wenigen Tagen geöffnet sind, zwischen denen Intervalle von mehreren Tagen liegen, an denen keine Blüthen blühen. Die Erscheinung tritt am deutlichsten bei den einzelblüthigen Juncus-Arten, dann auch bei einigen Arten mit armblüthigen Köpfen, nicht aber bei Arten mit reichblüthigen Köpfen und bei Luzula auf. Natürlich findet sie sich recht deutlich nur bei Arten, bei denen die Dauer der einzelnen Blüthe recht kurz (auf einen Tag oder noch kürzere Zeit beschränkt) ist. Höchst auffallend ist sie z. B. bei J. balticus und effusus; eine Cultur dieser Pflanzen, ein Standort im Freien, ist an einzelnen Tagen ganz übersäet mit geöffneten Blüthen, während man an den zwischenliegenden Tagen keine (oder doch nur ganz einzelne) findet[1]). Dabei lässt sich eine directe Beziehung zu der Witterung des Aufblühtages nicht feststellen; manchmal war die Witterung des betreffenden Tages (kühl und übermässig feucht) für das Bestäubungsgeschäft höchst unzweckmässig. Das Aufblühen hängt offenbar von einem inneren Reifezustande ab; ist dieser erreicht, so öffnen sich die reifen Blüthen alle gleichzeitig. — Man könnte bei diesen Pulsen individuelle und generelle unterscheiden. Bei jenen würde die Gleichzeitigkeit nur bei den Blüthen

1) Einmal, im Jahre 1883, beobachtete ich an einem Beete von J. balticus ein Intervall von 21 Tagen — vom 14. Juni bis 6. Juli! —, während dessen keine einzige Blüthe geöffnet war; während am 12. und 14. Juni und dann wieder am 6. Juli die Pflanzen eine Menge sternförmig geöffneter Blüthen besassen.



eines und desselben Exemplares stattfinden; die verschiedenen Exemplare eines Standortes verhielten sich aber verschieden. Diese individuellen Pulse mögen häufiger vorkommen, als bis jetzt bemerkt ist; sie werden sich aber der Beobachtung leicht entziehen. Sehr auffällig dagegen sind die generellen Pulse, und sie allein meine ich, wenn ich im Nachfolgenden vom Blühen in Pulsen spreche. Wenn die Blüthen aller Exemplare einer Gegend oder doch eines Standortes gleichzeitig und an ganz wenigen (2, 3, 4), durch blüthenlose Intervalle getrennten Tagen geöffnet sind, so verfehlt man sie natürlich auf Excursionen sehr leicht und dies um so leichter, wenn überdies die Anthese nur wenige Stunden (gewöhnlich am Vormittage) dauert. Man muss die Pflanzen täglich (und wo möglich an jedem Tage mehrmals) aufsuchen, um die Anthese zu beobachten. — Die Erscheinung ist höchst auffällig, da nur einzelne Sonderlinge von Blüthen sich von dem allgemeinen Verlaufe ausschliessen. Selbstverständlich ist dabei eine Einschränkung nöthig. Pflanzen derselben Art, welche an sehr verschiedenen Standorten wachsen, werden ihre Blüthen an verschiedenen Tagen erschliessen, so z. B. blüht J. effusus auf feuchten Wiesen oder an Grabenrändern wohl an anderen Tagen als in schattigen Waldsümpfen. Ebenso werden die durch Eingriffe des Menschen oder der Thiere beschädigten (abgemähten, abgefressenen!) Exemplare an ihren nachträglich entwickelten Stengeln die Blüthen später entfalten als an den stehengebliebenen; aber es ist sehr auffallend, dass in solchen Fällen die später entwickelten Stengel wieder unter sich so gleichzeitig sind.

Wie schon bemerkt, muss ein innerer Reifezustand der Blüthen der Grund dieses Blühens in Pulsen sein. In biologischer Beziehung aber hat dasselbe gewiss die Bedeutung, dass dadurch die Kreuzung der (in Menge gleichzeitig geöffneten!) Blüthen in hohem Grade gefördert wird. Es ist daher auch sehr beachtenswerth, dass bei den Arten mit reichblüthigen Köpfen und bei Luzula (mit meist gedrängtblüthigen Blüthenständen!) das Blühen in Pulsen nicht vorzukommen scheint.

Ueber die Aufblühfolge lässt sich im Allgemeinen sagen, dass dieselbe innerhalb der botrytischen Einzelblüthenstände (Aehrchen bei Luzula, Köpfe bei den Juncis graminifoliis und septatis) aufsteigend, centripetal ist; dagegen ist das Endährchen und der Endkopf gefördert gegenüber den seitlichen. Wird dagegen

bei den Arten mit einzelständigen Blüthen der Stengel durch eine Terminalblüthe abgeschlossen (Juncus filiformis, squarrosus, Luzula pilosa, nemorosa etc.), so ist die Endblüthe die geförderte; nach ihr öffnen sich — falls überhaupt ein zeitlicher Unterschied bemerklich ist — die Endblüthen der Primanzweige, und so steigt die Aufblühfolge an den Sicheln in die Höhe. Nimmt aber bei sehr reichblüthigen Blüthenständen die Gesammt-Inflorescenz einen rispigen Charakter an, so entwickeln sich die untersten Zweige vor den oberen, und erst an den Zweigen zeigt sich die Förderung der relativen Endblüthen und das Aufsteigen der Entwickelung an den Sicheln.

Die Dauer der Anthese ist ungemein verschieden. Sie beträgt von wenigen Stunden (Juncus tenuis, filiformis, Chamissonis, balticus) bis zu neun Tagen und vielleicht darüber (Luzula campestris). In sehr vielen Fällen verläuft die Anthese in einem Tage. Dann zeigen sich die Narbenspitzen gewöhnlich spät Abends zwischen den Spitzen der Perigonblätter. Während der Nacht entwickelt sich der Griffel, so dass am frühen Morgen die Narben über das Perigon hinausgehoben sind. Letzteres öffnet sich im Laufe des Nachmittags, und bald darauf springen die Beutel auf. Am Nachmittag oder Abend schliesst sich das Perigon wieder. Diesen Verlauf zeigen mit kleinen Abweichungen z. B. J. effusus, arcticus, capitatus, Jacquini, obtusiflorus. Seltener dauert die Turgescenz des Schwellgewebes (und damit also das Offenstehen des Perigons) zwei Tage (J. castaneus, lomatophyllus, Luzula spec.) und darüber.

Die bereits mehrfach erwähnte Kleistogamie findet sich anscheinend ausschliesslich bei dem australischen Juncus homalocaulis und (vielleicht) bei den nordamerikanischen Arten J. setaceus und J. repens, dann aber häufig bei J. bufonius und gelegentlich bei J. Chamissonis Kth., capillaceus Lam., capitatus Weigel (Taf. XI, Fig. 20—22), Luzula purpurea Masson (Taf. XII, Fig. 49—53) und wahrscheinlich bei J. glaucus Ehrh., J. Tenageja Ehrh., J. pygmaeus Thuill. und wohl noch bei anderen Arten. Eine erste Vorbedingung für das Zustandekommen der Kleistogamie ist die Kürze des Griffels. Streckt sich bei einer Art der Griffel in die Länge und hebt dadurch die Narbe aus dem Perigon heraus, so ist damit die Blüthe von selbst chasmogam. Bei Juncus capitatus kommen zwei Formen vor, welche weitere Beachtung verdienen, eine langgriffelige, welche chasmogam und eine kurzgriffelige, welche mehr oder weniger voll-

ständig kleistogam blüht. — Neben dem kurzen Griffel dürfen aber auch die Narben nicht zu lang sein. Nur bei dem gelegentlich kleistogamen J. Chamissonis sind die Narben nahezu ebenso lang als die Perigonblätter. Meist sind sie in kleistogamen Blüthen wesentlich kürzer (besonders klein bei Juncus pygmaeus und Luzula purpurea, Taf. XII, Fig. 50, 51, 52) und dabei häufig in horizontaler oder etwas schräger Ebene widderhornförmig gekrümmt. Durch diese Lage sind die Narben in kleistogamen Blüthen in die unmittelbare Nähe der Staubbeutel gerückt, und die aus den letzteren hervortretenden Pollenschläuche können leicht in das Gewebe der Narben eindringen. Blühen die betreffenden Blüthen chasmogam, so richten sich die Narben oft im Verlaufe der Anthese mehr oder weniger steil auf. — Eine zweite Bedingung, welche die Kleistogamie offenbar wesentlich fördert, ist das Schwinden der inneren Staubblätter. Von den oben genannten Arten sind sechsmännig (auch in den kleistogamen Blüthen): Juncus setaceus, Chamissonis, glaucus (Kleistogamie noch zweifelhaft), Tenageja (desgl.) und Luzula purpurea, meist dreimännig (seltener vier-, fünf-, sechsmännig): J. homalocaulis, drei- bis sechsmännig: J. pygmaeus, stets dreimännig: J. capitatus und J. repens; dagegen sind die kleistogamen Blüthen dreimännig bei den im Uebrigen sechsmännigen Arten: J. bufonius und capillaceus. Diese Verminderung der Zahl der Staubblätter in kleistogamen Blüthen kommt ja auch bei ganz anderen Pflanzen vor; ich erinnere nur an die kleistogamen Malpighiaceen mit 1 statt 5 oder 6, an Vandellia nummulariaefolia mit 2 statt 4 Staubblättern, an Spergularia salina mit 2—4 statt 10 in den chasmogamen Blüthen (vergl. über diese Pflanze: P. Magnus, Ueber die Bestäubungs-Verhältnisse der Spergularia salina Presl, in Abhandl. d. Brandenb. Bot. Vereins, 1888, XXIX, p. 181—185). — Bei den Juncaceen ist die Bedeutung des Fehlens bezw. des Schwindens der inneren Staubblätter für die Kleistogamie leicht zu erkennen; denn, da das Aufblühen des Perigons auf der Turgescenz des Blüthengrundes, einschliesslich der Basis der Staubblätter, beruht, so muss das Fehlen der inneren Staubblätter nothwendig die Kraft, mit welcher die Turgescenz die Blüthen öffnet, vermindern.

Die kleistogamen Blüthen zeigen natürlich keine äusserlich erkennbaren Phasen. Die Blüthen bleiben in der Form von Knospen geschlossen. Erst wenn der Fruchtknoten nach der vollzogenen Be-

fruchtung anzuschwellen beginnt, erst dann öffnet sich das Perigon an der Spitze und wird nun durch die sich entwickelnde Frucht mehr und mehr auseinander getrieben.

Uebrigens kommen einzeln auch Mittelstufen zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüthen vor. Als solche sind zunächst die freilich noch ganz kleistogamen, aber chasmantherischen Blüthen (J. capitatus, Chamissonis, L. purpurea) zu bezeichnen, mit noch mehr Berechtigung aber die schwach chasmogamen, aber kleistantherischen Blüthen, welche ich einzeln bei J. bufonius fand.

Das Aufblühen des Perigons beruht, wie bereits angedeutet, auf der nur einmal und meist für kurze Zeit, oft ganz wenige Stunden (J. tenuis, balticus, filiformis), selten für länger als 24 Stunden (Juncus castaneus, lomatophyllus, maritimus, Luzulae spec.) eintretenden Turgescenz des der Achse angehörenden Blüthenbodens, des Grundes der Filamente und der inneren Fläche der Perigonblätter. Diese Anschwellung vertheilt sich bei den verschiedenen Arten sehr ungleich auf die eben genannten Organe und ist auch ungemein verschieden stark. Manchmal sind besonders die Basen der Filamente verdickt (J. Jacquini, squarrosus), dann wieder sind die Filamente nicht verdickt, aber von einem stark angeschwollenen Gewebe umgeben (J. acutiflorus, anceps, L. nivea). Pflanzen mit sehr stark entwickeltem Blüthensockel (podium) pflegen weniger stark vorgewölbte Oberflächenzellen des Schwellgewebes zu haben; ihre Blüthen öffnen und schliessen sich langsamer (J. Chamissonis, squarrosus, maritimus). Ist aber der Blüthensockel wenig entwickelt (Juncus acutiflorus, anceps, Fontanesii, Gerardi, Jacquini, tenuis, Luzula nivea u. s. w.), so treten die turgescirenden Zellen der Oberfläche in der Regel sehr stark, blasenartig gewölbt hervor; sie bilden dann stark vorgewölbte, glänzende, wasserhaltige Zellen, welche gegen äussere Eingriffe sehr empfindlich sind. So verlor eine völlig geöffnete Blüthe von Luzula Forsteri, welche ich am 9. Mai 1886 behufs Abzeichnens eines Längsschnittes zweier Perigonblätter beraubt und auf den Objectträger des Präparir-Mikroskopes gelegt hatte, schon nach 10 Minuten sehr stark an Turgescenz und bereits nach 15 Minuten waren die vier übrigen Perigonblätter wieder steil aufgerichtet. Bringt man Tropfen einer stark wasseraufsaugenden Substanz (ich benutzte dazu verdünntes Glycerin oder Zuckersyrup) auf die turgescirenden Zellen einer im Verbande mit der Pflanze gelassenen

Blüthe — wobei man natürlich besonders sorgfältig für Entfernung aller Luftblasen sorgen muss —, so schliesst sich das Perigon regelmässig in kurzer Zeit, ja es gelingt zuweilen, wenn man nur eine Seite des Blüthengrundes auf diese Weise benetzt, diese Seite zum raschen Schliessen zu bringen, während die entgegengesetzte nur langsam und zögernd folgt. Blüthen mit stark entwickeltem Sockel zeigten sich gegen solche Eingriffe stets sehr viel weniger empfindlich als solche mit schwachem Sockel.

Bei weitem die stärkste Entwickelung der Oberflächenzellen des Schwellgewebes zeigen die Arten mit (durch Grösse oder lebhafte Färbung) auffälligen Blüthen, z. B. Luzula nivea, und es ist daher in hohem Grade wahrscheinlich, dass diese Arten nicht windblüthig, sondern insectenblüthig sind. Die prallen, glänzenden, saftigen Zellen des Schwellgewebes werden gewiss den durch die lebhaften Farben angelockten Insecten willkommene Nahrung darbieten. Ich muss nun freilich darauf gefasst sein, dass die Bemerkung über die „lebhaften Farben" der Blüthen einiger Juncaceen einige Bedenken hervorrufen wird, da in der That unsere mitteleuropäischen Juncaceen in dieser Beziehung fast durchgängig sehr bescheiden ausgestattet sind. Es wird deshalb wohl nicht überflüssig sein, wenn ich hier die Arten mit lebhafter gefärbtem Perigon (und meist auch mit grösseren Blüthen) aufführe. Ich thue dieses nach der Reihenfolge meiner Monographie.

Rostkovia magellanica Desv. — Feuerland, Falklands-Inseln, Campbells-Insel, Südgeorgien. — Blüthe etwa 1 cm lang; Perigonbl. kastanienbraun oder blasser.

Prionium serratum Drège. — Capland. — Blüthen 3 mm lang, aber in Massen vorhanden, lederfarbig.

Luz. purpurea Masson. — Portugal, Madeira, Canaren. — Blüthen 2—2,5 mm lang, in Menge vorhanden, schön purpurroth.

Luz. lutea DC. — Europäisch-alpin. — Blüthen 2—2,5 mm lang, blass goldgelb.

Luz. nemorosa E. M. — Mitteleuropa. — Blüthen ca. 2,5 mm lang, kreideweiss, röthlich oder kupferfarben.

Luz. pedemontana Boiss. et Reuter. — See-Alpen, Apenninen, Corsica. — Blüthen ca. 3,5 mm lang, gelblich weiss.

Luz. lactea Lk. — Pyrenäische Halbinsel. — Blüthen ca. 5 mm lang, reinweiss.

Luz. nivea E. M. — Europäisch-alpin. — Blüthen ca. 5,5 mm lang, schneeweiss.

Luz. elegans Guthnick. — Azoren. — Blüthen ca. 4,5 mm lang, blass purpurn.

Luz. caespitosa J. Gay. — Pyrenäische Halbinsel. — Blüthen 4—4,5 mm lang, braun und weiss gescheckt.

Luz. nutans J. Duval-Jouve. — Europäisch-alpin. — Wie vorige.

Luz. Alopecurus Desv. — Gebiet der Magellansstrasse. — Die einzelne Blüthe bescheiden, aber die grosse ei-kegelförmige Inflorescenz durch dicht weisswollige Behaarung ausgezeichnet.

Luz. picta Less. et Rich. — Neuseeland. — Blüthen 3,5 bis 4 mm lang; Perigonblätter weiss mit auffälligem, braunem Mittelstreifen.

Juncus Chamissonis Kth. — Südamerika. — Blüthen ca. 4,5 mm lang, gelbbraun.

Junc. Jacquini L. — Europäisch-alpin. — Blüthen 5—6 mm lang; Perigonblätter schwarzbraun; Narben prächtig roth.

Junc. acutus L. — Meeresküsten und Salzsteppen von Europa, Afrika und Amerika, westl. Asien. — Blüthen mit der Frucht 5 bis 6 mm gross, braun-bunt.

Junc. Grisebachii Fr. B. — Himalaya. — Blüthen 5—6 mm gross, blass strohgelb.

Junc. chrysocarpus Fr. B. — Wie der vorige.

Junc. Mertensianus Bong. — Westl. Nordamerika. — Blüthen 3,2—4 mm lang, kastanienbraun.

Junc. phaeocephalus Engelm. — Californien, Oregon. — Blüthen 3,5—4,5 mm lang, dunkelbraun.

Junc. trinervis Liebm. — Mexico. — Blüthen 4—5 mm lang, dunkelbraun.

Junc. nevadensis Wats. — Californien bis Vancouvers-Insel. — Blüthen 4 mm lang, blass kastanienbraun oder röthlich.

Junc. atratus Krocker. — Osteuropa. — Blüthen 3 mm lang, schwarz oder kastanienbraun.

Junc. triglumis L. — Arktisch-alpin. — Blüthen etwa 4 mm lang, rostfarbig, röthlich oder blass; Bracteen braun.

Junc. Thomsoni Fr. B. — Himalaya. — Blüthen etwa 6 mm lang, meist blass bei dunkelbraunen Deckblättern.

Junc. leucomelas Royle. — Himalaya. — Blüthen 6—7 mm lang, weiss; Deckblätter braun.

Junc. leucanthus Royle. — Himalaya. — Blüthen 5 mm lang mit herausragenden Staubblättern, gelblich weiss; äussere Bracteen braun, innere blass.

Junc. bracteatus Fr. B. — Wie voriger.

Junc. membranaceus Royle. — Himalaya. — Blüthen ca. 5 mm lang, weiss; Deckblätter weiss.

Junc. macranthus Fr. B. — Nördliches China. — Blüthen 6 bis 7 mm lang, gelblich weiss; Deckblätter blassgelb, röthlich oder dunkelbraun.

Junc. sphenostemon Fr. B. — Himalaya. — Blüthen 4—5, mit den weiss herausragenden Staubblättern 8—9 mm gross, weiss, die äusseren auf dem Rücken zart röthlich; Deckblätter blass oder bräunlich.

Junc. Przewalskii Fr. B. — China. — Blüthen 6 mm lang, wie die Bracteen unten rothkastanienbraun, oben eigelb.

Junc. castaneus Sm. — Arktisch-alpin. — Blüthen 4—5 mm lang, kastanienbraun, selten gelb.

Junc. sphacelatus Decaisne. — Himalaya, Afghanistan, Turkestan. — Blüthen 7—9 mm lang, kastanienbraun.

Junc. himalensis Klotzsch. — Himalaya. — Blüthen 7—8 mm lang, mahagonibraun.

Junc. concinnus Don. — Himalaya. — Blüthen mit den herausragenden Staubbättern fast 6 mm lang, gelblich weiss.

Junc. khasiensis Fr. B. — Wie voriger.

Junc. minimus Fr. B. — Himalaya. — Blüthen mit der reifen Frucht 8 mm lang, gelbbraun und kastanienbraun bei gelbbraunen Deckblättern.

Junc. Clarkei Fr. B. — Himalaya. — Blüthen mit den Früchten bis 12 mm lang, strohgelb.

Junc. lomatophyllus Spreng. — Cap, St. Helena. — Blüthen 4—5 mm lang, bräunlich grün mit blassen Rändern, durch purpurfarbigen Griffel mit ebensolchen Narben ausgezeichnet.

Junc. pictus Steudel. — Cap. — Blüthen 5 mm lang, weiss, an der Spitze der Perigonblätter mit zierlichem, purpur-schwarzem Fleck.

Wenn man diese Aufzählung übersieht, so bemerkt man, dass eine ganze Reihe lebhafter Farben vertreten sind. Zugleich sind die Blüthen derselben Arten die grössten, und so sind diese Arten die schönstblühenden; sie stellen gleichsam die Aristokraten unter den Juncaceen dar. Dies gilt besonders von der im Himalaya so reich entwickelten Gruppe der J. alpini. — Ob alle die genannten oder doch die meisten Arten ausser durch den Pollen auch noch durch vorgewölbte, glänzende Zellen des Schwellgewebes Insecten anlocken, vermögen freilich nur Beobachtungen in der freien Natur festzustellen.

Das Aufspringen der Staubbeutel erfolgt in zwei seitlichen Längsrissen, und zwar gewöhnlich von der Mitte aus nach oben und unten. Bald nach dem Aufspringen entleeren sich die Beutel selbst, indem sie sich nach rechts um ihre Achse drehen. Dieses Aufdrehen der Beutel wird durch die ungleiche Spannung der Aussenwand und der inneren Tapete bewirkt, welche aus sehr schönen quergestellten Spiralfaserzellen besteht, in deren Innerem man die einfache oder verzweigte Spiralfaser leicht erkennt. Durch das Aufdrehen wird der Pollen von der inneren glatten Tapete der Staubbeutelfächer entfernt; er fällt dann entweder auf die benachbarten Narben oder auf die Perigonblätter, stäubt auch wohl bei Erschütterung der Pflanzen in kleinen Wölkchen umher. Durch Nässe in der Blüte wird das Entleeren der Beutel gehindert, und das sich zusammenlegende Perigon schliesst dann nicht selten die unentleerten Beutel ein. Uebrigens zeigen die verschiedenen Arten eine sehr verschiedene Energie des Aufdrehens, welche z. B. bei der den tiefen Schatten der Laubwälder liebenden Luzula pilosa nur gering ist. — Der Reihenfolge des Verstäubens habe ich manche Stunde der Beobachtung gewidmet, ohne aber irgend eine Regel feststellen zu können. Sie ist weder aufsteigend noch absteigend, noch folgt sie der genetischen Ordnung der Staubblätter. Offenbar sind zur Zeit des Aufblühens alle Staubbeutel ziemlich gleich reif, und die Aufeinanderfolge des Aufspringens hängt dann von zufälligen äusseren Umständen (Benetzung, Belichtung, Austrocknen) ab.

Die Pollenkörner sind — wie schon lange bekannt ist — zu Tetraden vereinigt (wie die Ecken eines Tetraëders gestellt); zuweilen findet man auch einmal die vier Zellen paarweise gekreuzt oder in einer Ebene liegend. Ihre Oberhaut ist glatt; die Farbe

blass schwefelgelb bis eigelb; der Durchmesser 0,03 bis 0,045 mm. Bei keiner Juncacee fand ich cohärenten Pollen, wie er z. B. als Ausnahme unter den Cyperaceen bei Carex baldensis vorkommt. Die Pollenkörner haben im trockenen Zustande vier sehr wenig gewölbte Flächen, quellen aber in Wasser ungemein rasch auf, so dass dann die vier Zellen kugelsegmentartig vorgewölbt sind. — Die Entwickelung der Tetraden aus den Urmutterzellen hat N. Wille geschildert und abgebildet (Ueber die Pollenkörner der Angiospermen, in: Forhandlingar i Videnskabs-Selskabet in Christiania, 1887; darin: p. 41—43: F. Die Pollenkörner der Juncaceen; dazu Taf. II, Fig. 60: Luzula silvatica, Fig. 61—63: L. pilosa, Fig. 64: L. campestris). Bei der geringen Verbreitung der Wille'schen Schrift und dem Interesse, welches der betreffende Abschnitt gewährt, ist es wohl am besten, wenn ich die Resultate der an Juncus effusus, Luzula campestris, silvatica und pilosa angestellten Studien hier anführe.

„Der Entwickelungsgang ist für alle genannten Arten vollständig derselbe. Die Pollenurmutterzellen werden durch die Auflösung der Mittellamelle frei, worauf sie eine etwas mehr abgerundete (wenn auch selten ganz kugelrunde) Form annehmen, was hier allein durch den hydrostatischen Druck in den Mutterzellen erklärt werden kann, da diese bei den Juncaceen ziemlich dünne Wände haben, von welchen nicht angenommen werden kann, dass sie irgend einen starken Widerstand gegen den hydrostatischen Druck leisten, ebenso wie auch die Zellen nicht durch gegenseitigen Druck eine kantige Form beibehalten können, da ja die Mittellamelle sehr frühzeitig vollständig aufgelöst wird und die einzelnen Urmutterzellen somit frei werden. Nach ihrem Freiwerden theilen sich die Urmutterzellen durch Hautplasmaschichten in vier Specialmutterzellen, worauf Scheidewände entstehen, welche anfänglich gleich dick sind, aber später an den Ecken, wo der Druck geringer ist, stärker verdickt werden, so dass das Innere der Specialmutterzellen ein mehr abgerundetes Aussehen erhält. Bei Juncus effusus geht die Verdickung auch in der inneren Ecke vor sich, so dass das Protoplasma der Specialmutterzellen zuletzt fast kugelrund wird.“

„Abhängig von der Form der Mutterzellen vor den Zellteilungen liegen die Specialmutterzellen entweder in einer Ebene, oder sie sind tetraëdrisch geordnet oder liegen kreuzweise über einander. Wie bei

Orchis findet sich auch hier gar keine Bildung einer eigenen Pollenmembran oder Auflösung der Membran der Specialmutterzellen. Dagegen sieht man bereits sehr zeitig, dass die Membran der Urmutterzellen an gewissen Stellen ihrer Aussenseite zur Exine umgebildet wird. Diese wird später dicker, bildet sich aber nicht an den Stellen aus, wo die intercellularen Querwände der Specialmutterzellen auf die Aussenwände stossen, so dass hier eine Oeffnung verbleibt, durch welche der Pollenschlauch austreten kann. Die intercellularen Wände bestehen nur aus Cellulose, denn sie werden sehr leicht durch concentrirte Schwefelsäure gelöst, während die von den Oeffnungen durchbrochene Exine erhalten bleibt.

Auch bei den Juncaceen haben wir somit eine Reduction ungefähr der früher beschriebenen bei Orchis entsprechend, indem die Zellbildung, durch welche das Pollenkorn entsteht, übersprungen ist, und die Befruchtung geschieht hier, so zu sagen, nicht durch Pollenkörner, sondern durch die Specialmutterzellen derselben." —

Ueber die bei den Juncaceen wirklich vorkommenden Bestäubungs-Verhältnisse giebt folgende kleine Tabelle eine Uebersicht:

I. Autogamie. Befruchtung der Blüthe durch den eigenen Pollen findet gewiss sehr häufig und mit gutem Erfolge statt. Folgende Fälle sind zu unterscheiden:

a) Kleistogame (meist auch kleistantherische) Blüthen; anscheinend ausschliesslich bei J. homalocaulis und vielleicht bei J. repens und setaceus; neben Chasmogamie bei J. bufonius, capitatus, pygmaeus(?), Chamissonis, capillaceus, Luzula purpurea und wahrscheinlich noch bei anderen Arten.

b) Chasmogame Blüthen mit sehr genäherten Geschlechtstheilen (die Blüthen sich oft nur wenig öffnend), z. B. J. tenuis, Chamissonis, pygmaeus, triglumis, Luz. purpurea, Prionium serratum.

c) Chasmogame Blüthen, deren Narben beim Schliessen des Perigones noch frisch sind und dann in Berührung mit den auf den Perigonblättern verstreuten Pollenkörnern derselben Blüthe kommen, z. B.: Luzula-Arten.

d) Chasmogame Blüthen, deren Geschlechtstheile zwar nicht sehr stark genähert sind, bei denen aber während des Zwitterzustandes der Pollen beim Aufspringen der Beutel oder durch Wind oder Er-

schütterung auf die Narbe derselben Blüthe gelangt; zahlreiche Arten.

II. Geitonogamie, seltener Xenogamie. Kommt nur bei chasmogamen Blüthen vor und wird bei denselben durch die allgemein herrschende (wenn auch in sehr verschiedenem Grade ausgebildete) Proterogynie sehr befördert. Nothwendig ist sie bei L. campestris (und L. spadicea?), wenn durch vollständige Heterogamie die Blüthen zuerst weiblich, dann nach einem geschlechtslosen Intervalle männlich sind.

a) Der Pollen wird durch den Wind oder ebenso wirkende mechanische Erschütterungen auf die Narben benachbarter Blüthen gebracht, Anemophilie. Gewiss ein sehr häufiger Fall, auf welchen schon die meistens ungewöhnlich langen, glashellen Narbenpapillen hinweisen; wie schon oft bemerkt, sind derartige Narbenpapillen in der Regel mit glattem umherstäubenden Pollen verbunden.

b) Die Narbe einer Blüthe ragt in den offenen Raum einer Nachbarblüthe hinein und berührt dort die Staubbeutel (häufig bei Luzula).

c) Der Pollen rollt in den von den Perigonblättern gebildeten glatten Hohlkehlen hinab und gelangt so auf die Narben tiefer stehender Blüthen (Luz. nivea, nemorosa und gewiss noch andere Arten).

d) Entomophilie; Insekten werden durch ansehnliche Grösse und lebhafte Färbung der Blüthen, durch den Pollen und durch die vortretenden Zellen des Schwellgewebes angelockt und übertragen den Pollen auf andere Blüthen desselben oder anderer Exemplare (zahlreiche Arten aus der Untergattung Junci alpini, namentlich solche aus dem Himalaya; Luzula nivea, lactea, elegans etc. — vergl. die oben gegebene Liste der Arten mit lebhaft gefärbten Blüthen).

III. Diöcie (die Gattungen Patosia, Oxychloë und Distichia). — Xenogamie ist nothwendig.

Anmerkung. Die verschiedene Länge des Griffels bei verschiedenen Pflanzen von Junc. capitatus ist wohl nicht als beginnende Heterostylie aufzufassen, sondern steht in unmittelbarer Beziehung zur Kleistogamie (bisweilen bei der kurzgriffeligen Form) oder Chasmogamie (stets bei der langgriffeligen Form).

Beobachtungen an den einzelnen Arten.

Juncus acutiflorus Ehrh. — Bremer Flora (Culturen bis jetzt, wohl infolge zufälliger Umstände, stets fehlgeschlagen). — Ausgezeichnet proterogyn. In der Regel am Vormittag weiblich, am Nachmittage zwitterig. Blüthezeit wohl auf einen Tag beschränkt. Schwellgewebe während des Offenstehens der Blüthe stark entwickelt. — Wahrscheinlich in ausgeprägten Pulsen blühend.

J. alpinus Vill. var. genuinus Fr. B. — Eigene Culturen, 1885. — Continuirlich blühend. Das weibliche Stadium dauert gewöhnlich zwei Tage, dann öffnen sich die Blüthen am Vormittage (meist zu früher Stunde, einzeln jedoch noch bis 10 oder 11 Uhr Vormittags) und schliessen sich am Nachmittag (nach 8 bis 10stündiger Dauer) wieder; hieran schliesst sich ein weibliches Stadium von 2- und selbst 3tägiger Dauer, während dessen die Narben noch empfängnissfähig zu sein scheinen. Die lange Dauer der Blüthezeit erleichtert offenbar die Kreuzung. — Der Oeffnungswinkel der einzelnen Blüthe ist selten grösser als 90°.

J. anceps Lah. var. atricapillus Fr. B. — Ostfriesische Inseln Borkum, Juist und Langeoog, 1885—91. — Deutliche Pulse. Dauer sämmtlicher Phasen meist weniger als 24 Stunden (manchmal kaum 12 Stunden, seltener 25—26 Stunden). Meist schieben sich am Nachmittage die Narben aus der Spitze des Perigones hervor; am andern Morgen (zwischen 5 und 7 Uhr) öffnet sich das Perigon; ein paar Stunden später springen die Beutel auf, und bald nach Mittag beginnt das Schliessen des Perigons, mit welchem zugleich ein sehr deutliches Schrumpfen der Narbenpapillen verbunden ist. Kühlfeuchtes Wetter verlangsamt den Vorgang. Aber auch die Anfangszeit verschiebt sich (ohne erkennbaren Zusammenhang mit der Witterung). Das Heraustreten der Narben beginnt zuweilen erst spät Abends, oder während der Nacht; dann verschiebt sich der Zwitterzustand auf die Mittags- und Nachmittagsstunden; einmal beobachtete ich, dass solche Blüthen (obwohl sie sich sämmtlich gegen Mittag des ersten Tages geöffnet hatten) doch erst am frühen Morgen des zweiten Tages durch Aufspringen der Beutel zwitterig wurden. — Oeffnungswinkel 120—150° nicht übersteigend.

J. arcticus Willd. — Eigene Cultur; Sommer 1888. — Deutliche Pulse; bei der Armblüthigkeit blüht jeder Stengel nur an zwei, seltener drei Tagen. — Das weibliche Stadium tritt am Vormittag (zwischen 7 und 9 Uhr) ein und ist von kurzer (2- bis 3stündiger) Dauer; dann folgt das Oeffnen des Perigons und kurz darauf das Aufspringen der Beutel. Bald nach Mittag nimmt die Turgescenz der Blüthen ab, und gegen Abend sind dieselben völlig geschlossen. — Oeffnungswinkel 180°.

J. atratus Krocker. — Cultur von Pflanzen, welche Herr Oberlehrer Franz Spiribille in Inowrazlaw mir im Mai 1891 zusandte. — Deutliche Pulse. Blüthendauer etwa 30—32 Stunden. Nachdem am Abend die Narben zwischen den Spitzen der Perigonblätter sichtbar geworden sind, entrollen sich die Narben sehr früh am folgenden Morgen, und das Perigon öffnet sich bald darauf. Dieses (weibliche) Stadium dauert gewöhnlich bis zum folgenden Vormittag, an welchem dann die Beutel aufspringen; um Mittag dieses Tages schliessen sich die Blüthen. In einzelnen Fällen sprangen die Beutel bereits am Nachmittage des ersten Tages auf, dagegen verzögerten sich an den sehr feuchten kühlen Tagen des Juli die Phasen des Aufspringens der Beutel und des Schliessens der Blüten um einen halben Tag; in einzelnen Fällen unterblieb auch das Aufspringen ganz, und das Perigon schloss sich über den nassen, nicht aufgesprungenen Beuteln. — Oeffnungswinkel 120 bis 150°.

J. balticus Willd. (Taf. XI, Fig. 8 bis 15). — Eigene Culturen, 1883—91. — Blüht in ausgezeichneten Pulsen, so dass geöffnete Blüthen nur an wenigen Tagen zu finden sind. Sämmtliche Phasen verlaufen an einem Kalendertage. Am Vormittage (bald früher, von 7 Uhr an, bald erst von 10 oder 11 Uhr an) entrollen sich die Narben, und das Perigon öffnet sich sternförmig; nachdem das weibliche Stadium zwei bis drei Stunden gedauert hat, springen nach und nach die Beutel auf, und der Pollen verstäubt. Die Blüthen schliessen sich am Nachmittag oder frühen Abend. — Oeffnungswinkel 150 bis 180° und in einzelnen Fällen selbst darüber.

J. bufonius L. (Taf. XI, Fig. 23, 24). — Beobachtungen in der freien Natur und Culturen seit 1870. — Literatur: A. Batalin, Die Selbstbestäubung bei Juncus bufonius L.; Botanische Zeitung,

1871, Sp. 388—392. P. Ascherson, Ueber die Bestäubung bei Juncus bufonius L.; das., Sp. 551—555. Fr. Buchenau, Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung von Juncus bufonius L.; das., Sp. 845—852. Vergleiche ferner gelegentliche Bemerkungen über das Vorkommen chasmogamer Blüthen bei J. bufonius und J. sphaerocarpus von C. Haussknecht in dessen Aufsatz: Juncus sphaerocarpus N. ab. Es., ein Bürger der Thüringer Flora, das., Sp. 802—807; endlich verwandte Mittheilungen von K. Hagena, das., Sp. 556, und von Th. Irmisch, das., Sp. 852. — P. Ascherson, Noch einige Beobachtungen über die Bestäubung bei Juncus bufonius L.; Botanische Zeitung, 1872, Sp. 697—699, sowie Berichtigungen und Zusätze dazu, Sp. 738 und 739. — Pulse zuweilen deutlich zu erkennen, in anderen Fällen nicht (namentlich selbstverständlich nicht an kleistogamen Blüthen). — Die Blüthen öffnen sich entweder sternförmig bis auf 180° und darüber, oder sie verblühen kleistogam und kleistantherisch; dazwischen finden sich auch mancherlei Mittelstufen. — Der Griffel ist sehr kurz; die Narben sind in horizontaler Ebene widderhornförmig gewunden, nicht aufgerichtet und treten, da die Perigonblätter länger sind als das Pistill, nicht aus dem Perigon hervor. Aus diesem Grunde ist der Beginn des ersten (weiblichen) Stadiums der Blüthe schwer zu constatiren; er tritt aber spätestens dann ein, wenn die Spitzen der Perigonblätter auseinander weichen. Bald darauf, gewöhnlich am frühen Morgen, zwischen 5 und 6 Uhr, breiten sich die Perigonblätter aus; ist die Ausbreitung vollendet (der Vorgang nimmt nur etwa zwei Stunden in Anspruch), so öffnen sich die Staubbeutel; das Zwitterstadium der Blüthe tritt ein. Aber auch dieser Zustand dauert nicht lange; schon gegen 10 Uhr Vormittags (einzeln selbst schon früher) nimmt die Ausbreitung der Perigonblätter ab, und nach kurzer Zeit (jedenfalls bald nach 12 Uhr) sind die Blüthen wieder geschlossen. Dies ist der häufigste Verlauf bei heiterem Sommerwetter. Es finden sich aber auch Abweichungen davon, indem entweder einzelne Blüthen oder sehr zahlreiche sich erst später, im Laufe des Tages öffnen und dann auch bis zum Abend geöffnet bleiben. So erwähnt Irmisch (l. c.) eine ansehnliche Colonie von J. bufonius in einer feuchten Waldschlucht, in welche die Herbstsonne nicht direkt hineinscheint, welche Colonie Nachmittags gegen 5 Uhr zahlreiche völlig geöffnete Blüthen zeigte.

Es ist Batalin's Verdienst, zuerst darauf hingewiesen zu haben, dass J. bufonius häufig kleistogamisch blüht, wenn er auch in der Auffassung, dass dies nahezu ausschliesslich geschehe, viel zu weit ging. Ascherson fügte dann die wichtige Beobachtung hinzu, dass namentlich die Terminalblüthen triandrisch und kleistogam sind. Ich kann dies nur bestätigen, muss aber das Wort „namentlich" betonen, denn ich habe auch zweifellos chasmogame und sechsmännige Endblüthen beobachtet. Batalin, welcher den Juncus bufonius für im normalen Zustande triandrisch erklärte und zugleich im Sommer und Herbste 1870 bei Petersburg (und Charkow) nur kleistogame Blüthen fand, traf darin insoweit das Rechte, als triandrische Blüthen (denen also die inneren Staubblätter fehlen) besonders zu Kleistogamie hinneigen. Im Uebrigen bleiben die Bedingungen für das Eintreten der Kleistogamie noch in Dunkel gehüllt. Provinzielle Einflüsse, namentlich solche des Bodens, kommen dabei nicht ins Spiel, denn in derselben Gegend findet man in dem einen Jahre diese, in einem andern jene Blühweise überwiegend; ja auf einer Pflanze wechseln an derselben Sichel (wie ich nachgewiesen habe) kleistogame mit chasmogamen Blüthen anscheinend regellos mit einander ab. Es liegt daher nahe, an meteorologische Einflüsse zu denken, ohne dass es aber bis jetzt gelungen ist, mehr festzustellen als die noch wenig bedeutende Thatsache, dass bei hellem, sonnigem Wetter weit mehr sternförmig geöffnete Blüthen zu finden sind, als bei trübfeuchtem. — Dass übrigens auch in fernen Ländern die Blüthen dieser Art sehr vielfach sternförmig geöffnet sind, beweisen Herbariumsexemplare, welche in Tasmania von C. Stuart, und solche, welche im südlichen Chile von meinem Freunde, dem Bergwerksdirektor K. Ochsenius, gesammelt wurden.

Die Erscheinungen an den kleistogamen Blüthen zeigen den gewöhnlichen Verlauf. Die einzelnen Phasen sind äusserlich nicht zu erkennen. Die Pollenkörner entwickeln ihre Schläuche, während sie noch in den Staubbeuteln liegen und treiben dieselben in die den Antheren nahe benachbarten Narben hinein; hierdurch werden Antheren und Narben an einander geheftet. Schwillt nun nach stattgehabter Befruchtung der Fruchtknoten an, so werden entweder die ganzen Staubblätter von ihrem Grunde, oder die Beutel von der Spitze der Filamente abgerissen und bleiben an den vertrockneten Narben hängen; seltener werden die Pollenschläuche abgerissen oder

aus den Beuteln herausgezogen. Meist geben die noch an der reifenden Frucht von der Spitze herabhängenden Beutel ein gutes Merkmal für die kleistogamisch und kleistantherisch erfolgte Befruchtung.

Auch Mittelformen kommen vor. Manchmal wachsen in Blüthen, welche nur spitz-trichterförmig geöffnet werden (welche also nicht eigentlich kleistogamisch sind) die Pollenschläuche doch aus den nicht aufgesprungenen Beuteln zu den Narben hin; die Befruchtung erfolgt also kleistantherisch. Aber auch der Fall kommt vor, dass in einer echt kleistogamen Blüthe die Beutel aufreissen und der Blüthenstaub also in dem engen Raume der Blüthe verstreut wird (chasmantherische Befruchtung); dann bleibt — ebenso wie in dem Falle der kleistantherischen Befruchtung, in welchem die Staubbeutel nicht mit in die Höhe genommen werden — für später kein sicheres Merkmal des kleistogamen Verlaufes der Blüthe übrig.

Autogamie ist übrigens auch bei den sternförmig geöffneten Blüthen möglich und zwar namentlich im letzten Stadium, wenn die sich schliessenden Perigonblätter den auf ihrer Innenseite lagernden Pollen in unmittelbare Berührung mit den Narben bringen. Sie findet in der Natur gewiss sehr vielfach statt.

J. capillaceus Lam. — Südamerika. — Bereits in meiner kritischen Zusammenstellung der bis jetzt bekannten Juncaceen aus Süd-Amerika (Abhandl. Nat. Ver. Bremen, 1879, VI, p. 378) erwähnte ich ein von G. Lütkens bei Buenos-Ayres gesammeltes dreimänniges Exemplar dieser sonst sechsmännigen Art, welches kleistogamisch und kleistantherisch geblüht hatte. — (Ueber die Neigung des sehr nahe verwandten J. Chamissonis zur Kleistogamie vergl. das bei dieser Art Gesagte).

J. capitatus Weig. (Taf. XI, Fig. 20 bis 22). — Culturen von Pflanzen aus der Flora von Bassum bei Bremen, 1886 und 1888. — Kleistogam oder chasmogam, je nachdem der Griffel ganz kurz bleibt oder fast die halbe Länge des Fruchtknotens erreicht (schwerlich zwei besondere Rassen, sondern in dieser Beziehung wohl direkt von äusseren Einflüssen abhängig). — Bei den kleistogamen Blüthen sind natürlich die Phasen äusserlich nicht erkennbar. An meinen Culturpflanzen zeigte sich allerdings das Merkmal, dass die Knospen ganz grün waren, dass aber nach dem Aufspringen der Beutel auf

den äusseren Perigonblättern rechts und links von der Mittelrippe ein bräunlicher Fleck sich bildete. Bei der grossen Veränderlichkeit der Färbung mag aber dieses Merkmal in andern Fällen fehlen. An den kleistogamen Blüthen (welche ich 1886 ausschliesslich beobachtete) neigen in der Regel die äusseren Perigonblätter mit ihren Spitzen vollständig zusammen; in diesen Blüthen sind dann die Staubbeutel durch die austreibenden Pollenschläuche an die widderhornförmig gekrümmten Narben geheftet und werden durch die sich entwickelnde Frucht von den Staubfäden abgerissen. Dazwischen finden sich einzelne unvollständig kleistogame (chasmantherische) Blüthen; dieselben sind höchstens bis zur Form eines Kelchglases (Weinglases) geöffnet; man kann bei ihnen von aussen (oben) her die Spitzen der Narben erblicken; die Beutel springen gewöhnlich auf, und der Pollen fällt auf die Narben. Fremdbestäubung durch Insekten wäre bei diesen Blüthen allerdings möglich, ist aber höchst unwahrscheinlich.

Bei den chasmogamen Blüthen verlaufen alle Phasen des Blühens im Laufe eines Tages. Am frühen Morgen öffnen sich die Blüthen, jedoch nur auf 30—50°; die Narben werden durch Auswachsen des Griffels zwar vorgestreckt, sind aber bei weitem nicht immer völlig (korkzieherförmig) entrollt, sondern bleiben oft mehr oder weniger zusammengerollt. Um die Mitte des Vormittags springen die Beutel auf, und die Perigonblätter schliessen sich nach etwa 8stündigem Blühen am späteren Nachmittage. Am andern Vormittage sind die Blüthen fest geschlossen; die Narbenpapillen haben ihren Turgor verloren und sind grösstentheils verschrumpft.

J. castaneus Sm. — Eigene Culturen, 1887. — Blüthen nur trichterförmig, bis höchstens 60°, geöffnet. Die Blüthezeit dauert 2 bis 3 Tage; am Vormittage des ersten Tages treten die Narben hervor, am Vormittage des zweiten springen die Staubbeutel auf. — Ob das Blühen in deutlichen Pulsen stattfindet, vermochte ich bei der geringen Zahl blühender Stengel nicht sicher festzustellen.

J. Chamissonis Kth. — Eigene Culturen, 1885 und 1886. — Blüht mehr oder weniger kleistogam, aber chasmantherisch. Die sämmtlichen Phasen verlaufen in einem Vormittage. Bei den völlig kleistogamen Blüthen (welche ich namentlich 1885 beobachtete) sind

die einzelnen Phasen äusserlich natürlich gar nicht erkennbar. — Bei den unvollständig-kleistogamen entfernen sich am Abend vor dem Tage der Anthesis die Spitzen der Perigonblätter so weit von einander, dass die obersten Narbenpapillen zwischen ihnen sichtbar werden. Viele Blüthen verharren überhaupt in diesem Zustande andere öffnen sich am folgenden Morgen bis zur Kelchglas- (oder engen Tulpen-) Form. Die Beutel springen am frühen Morgen auf, aber bereits vor oder um Mittag schliesst sich das Perigon wieder vollständig. — Es ist sehr beachtenswerth, dass trotz des sehr kräftig entwickelten Sockels die Blüthe sich so wenig öffnet. — Der Griffel fehlt; die langen, in steilen Windungen gewundenen Narben reichen mit ihren obersten Papillen zwischen die Spitzen der Perigonblätter (aber nicht über dieselben hinaus). Bei den nicht vollständig kleistogamen Blüthen sind daher während der ganzen Anthese die obersten Narbenpapillen von aussen sichtbar. Die am weitesten geöffneten Blüthen zeigen während der Anthese eine Kelchglas- (oder enge Tulpen-) Form. Bei ihnen weichen die Spitzen der Perigonblätter soweit auseinander, dass die oberen Hälften der Narbenschenkel sichtbar werden. Fremdbestäubung erscheint daher bei ihnen nicht unmöglich, ist aber doch höchst unwahrscheinlich; in der Regel wird der Blüthenstaub der aufspringenden Beutel gewiss auf den grossen, in ihrer unmittelbaren Nähe befindlichen Narbenpapillen kleben bleiben.

J. compressus Jacq. — Beobachtungen an eigenen Culturen und im Klönthal (Schweiz), 1883. — *J. Gerardi Lois.* Insel Langeoog, 1885 und 1891. (Die beiden einander nahestehenden Arten, zwischen welchen sich an einzelnen Stellen auch Mittelformen finden, stimmen mit Beziehung auf die Geschlechtsverhältnisse so überein, dass sie hier gemeinsam betrachtet werden können.) Einige richtige, aber nicht vollständige Beobachtungen über J. compressus theilt Schulz mit (Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsvertheilung der Pflanzen, in Bibliotheca botanica, II, 10, p. 102). — Mehrzahl der Blüthen zwar in Pulsen geöffnet, an den zwischenliegenden Tagen aber immer einzelne Blüthen blühend. — Blüthensockel klein, das Schwellgewebe aber sehr stark entwickelt; daher sind die Blüthen bei warmem Wetter oft auf 180° und darüber geöffnet. — Anthese in einem Tage verlaufend. Am Abend vorher

trennen sich meist die Spitzen der Perigonblätter ein wenig von einander. Frühmorgens beginnt das weibliche Stadium, indem die Perigonblätter sich ausbreiten, und die Narben sich entrollen; zwischen 7 und 9 Uhr tritt durch das (successive) Aufspringen der Beutel das Zwitterstadium ein, und nach Mittag schliessen sich die Blüthen rasch. — Bei sehr kühlfeuchtem Wetter sah ich das Zwitterstadium erst am Nachmittag eintreten; ja die Blüthe schliesst sich in einzelnen Fällen, ohne dass alle Beutel sich geöffnet haben. Manchmal bleiben dann auch die inneren Staubblätter so aufgerichtet, dass ihre Beutel mit den Narben in Berührung bleiben.

J. effusus L. (Taf. XII, Fig. 29—31). — Beobachtungen in der freien Natur und an cultivirten Pflanzen, 1883—91. — Das Blühen erfolgt in sehr ausgesprochenen Pulsen, so dass die Blüthen eines und desselben Stengels sich an zwei, drei, höchstens vier Tagen öffnen. Einmal fand ich, dass alle (152) Blüthen eines Stengels an einem und demselben Tage geöffnet waren (ausser diesen 152 Blüthen fanden sich in diesem Blüthenstande nur noch ganz junge Knospen an den Enden der Sicheln, welche sich aber wohl kaum noch zu Blüthen entwickelt haben würden). — Bei den sehr zahlreichen und ungleichzeitig entwickelten Stengeln, welche die Pflanze an reich besetzten Standorten zu entwickeln pflegt, dehnt sich die Blüthezeit indessen doch oft über eine längere Zeit aus.

Bei kräftig entwickelten Blüthen verläuft die Anthese in kurzer Zeit. In den meisten Fällen beginnen am Abend die Perigonblätter ihre Spitzen von einander zu entfernen. Frühmorgens (gegen 5 Uhr oder früher) entrollen sich die Narben, und das Perigon öffnet sich auf 100 bis 160°, selten auf 180° (je nach dem verfügbaren Raum). Etwa von 7 Uhr an springen die Beutel auf; gegen 10 Uhr sind alle geöffnet und durch Rechtsdrehung entleert. Bereits um Mittag ist das Maximum der Energie überschritten; die Turgescenz des Schwellgewebes nimmt ab; die Blüthen schliessen sich; einzelne derselben sind bereits um 2 Uhr, das Gros um 3 Uhr wirklich geschlossen. Um diese Zeit haben die Pollenkörner lange Schläuche in das Gewebe der Narben getrieben und die letzteren verschrumpfen und werden missfarbig. — Bei Nachzügler-Blüthen oder an sehr kühlen, feuchten Tagen ist die Energie des Blühens sehr vermindert. Dann springen die Antheren oft erst am Nachmittag auf, und die Blüthen schliessen

sich erst in der Nacht oder gar erst am folgenden Tage. Ist die Nässe so gross, dass die Blüthen ganz mit Wasser erfüllt sind, so können die Beutel sich zuweilen nicht öffnen, und das Perigon schliesst sich über den nassen, ihren Pollen noch einschliessenden Staubgefässen zusammen. — Aug. Schulz (Bibliotheca botanica, 1890, XVII, p. 171) ist geneigt, die Blüthen homogam zu nennen; doch sind sie gewiss proterogynisch, wenn auch der weibliche Zustand nur kurz dauert.

J. fasciculatus Schousboe. — Herbariumsexemplare. — Diese seltene, dem J. pygmaeus nahestehende und früher oft mit ihm verwechselte Pflanze unterscheidet sich von jener Art sofort durch den langen Griffel, in welchen der Fruchtknoten allmählich verschmälert ist. Durch ihn werden die Narben zur Blüthezeit über das Perigon hinausgeschoben. Ob Letzteres sich sternförmig öffnet, muss noch in der freien Natur festgestellt werden. — Auch die sehr langen, linealischen Staubbeutel unterscheiden den J. fasciculatus von J. pygmaeus mit kurzen Beuteln.

J. filiformis L. — Beobachtungen in der Bremer Flora und an Culturen, 1885. — Nach Herm. Müller, Die Befruchtung der Blumen durch Insecten, 1873, p. 61 hat Sev. Axell in seinem 1869 erschienenen Buche: Om anordningarna för fanerogama växternas befruktning, 1869, p. 38 die proterogynische Blüthe von J. filiformis abgebildet; leider steht mir dieses Buch nicht zur Verfügung. — Pulse weniger deutlich ausgesprochen als bei J. balticus und effusus. — Am Tage vor dem Aufblühen erblickt man bereits die prächtig purpurrothen mit glashellen Papillen besetzten Narbenschenkel an der Spitze der Blüthe. Das Perigon öffnet sich gegen 5 Uhr Morgens; die bis dahin horizontalen Narbenschenkel richten sich auf, strecken sich (sie beschreiben anderthalb Umläufe) und zugleich verlängern sich die Papillen bedeutend. Das weibliche Stadium ist in der Regel von kurzer Dauer; schon nach einer oder anderthalb Stunden (seltener erst gegen 9 Uhr) öffnen sich die Beutel nacheinander. Zwischen 9 und 10 Uhr ist die Blüthe auf der Höhe ihrer Entwickelung; dann beträgt der Oeffnungswinkel 120 bis 150, selten 180°. Schon zwischen 10 und 11 Uhr beginnen die Perigonblätter sich wieder zu erheben und um Mittag sind sie fest geschlossen; während dieser Zeit nimmt zugleich der Turgor der Narbenpapillen bemerklich ab. —

Bei kühlfeuchtem Wetter vermindert sich die Energie des Blühens bedeutend; die Blüthen öffnen sich zögernder und auf einen kleineren Winkel, und das Schliessen des Perigons findet erst am Nachmittage statt. — Der Sockel der Blüthe ist schwach entwickelt; Schwellgewebe findet sich nur am Grunde der Filamente, nicht an der inneren Seite der Perigonblätter.

J. Fontanesii Gay. — Cultur von Pflanzen, welche J. Duval-Jouve mir aus Montpellier schickte, 1887. — Das Blühen verläuft nicht in Pulsen, sondern continuirlich. — Erst in der Nacht werden die Narbenspitzen zwischen den Perigonblättern sichtbar. Frühmorgens öffnen sich die Blüthen bis zur sternförmigen Ausbreitung des Perigons, und die Narben strecken sich in die Länge; dieses weibliche Stadium dauert mehrere Stunden; gegen 10 Uhr Vormittags beginnt das Aufspringen der Staubbeutel; um Mittag sind bei günstiger Witterung alle Beutel geöffnet; am Abend schliesst sich das Perigon; doch bleiben die vorgestreckten Narben (welche bei der Länge des Griffels das Perigon weit überragen) noch einen ganzen Tag frisch, so dass also auf das Zwitterstadium noch ein weibliches von etwa 24stündiger Dauer folgt. — Bei kühlfeuchtem Wetter verändert sich der Verlauf in der Weise, dass die Blüthe zwei Tage lang geöffnet bleibt; das weibliche Anfangsstadium dauert dann mehr als 24 Stunden; erst am zweiten Tage springen die Beutel auf; das Perigon schliesst sich am Abend dieses Tages; das nachfolgende weibliche Stadium ist aber dann nur von sehr kurzer Dauer; am dritten Tage zeigen die Narben schon frühmorgens deutliche Zeichen des Schrumpfens.

Eine nahe verwandte Form aus Algier, welche ich der Güte des Herrn Trabut verdanke, und die ich als eine Kreuzungsform von J. Fontanesii und lampocarpus ansehe, zeigte sehr deutliche Pulse. Die Blüthezeit dauert drei Tage; am ersten Tage ist die Blüthe in Folge der vorgestreckten Narben weiblich; am zweiten Tage früh öffnet sich die Blüthe; im Laufe des Vormittags öffnen sich alle Beutel; am Nachmittage schliesst sich die Blüthe, aber die vorgestreckten Narben bleiben noch einen ganzen Tag frisch und anscheinend empfängnissfähig.

J. Gerardi Lois. siehe J. compressus Jacq.

J. glaucus Ehrh. — Beobachtungen und Culturen seit 1883. — Sehr ausgesprochene Pulse. — Die Erscheinungen der Anthese verlaufen ganz ähnlich wie bei J. effusus; doch bleiben die Blüthen bis zu einer späteren Nachmittagsstunde geöffnet als bei jener Art. — Wahrscheinlich kommt bei feuchtkühlem Wetter auch gelegentlich Kleistogamie vor.

J. homalocaulis Ferd. v. Müller. — Culturen in den Jahren 1883 und 1885 aus Samen, welche Ferd. v. Müller mir gütigst übersandte. — Streng kleistogamisch und kleistantherisch. Nie sah ich den geringsten Versuch des Perigons sich zu öffnen; Phasen daher natürlich auch äusserlich nicht erkennbar. Griffel sehr kurz, Narben eng zusammengewunden, nicht entrollt, später vermittelst der Pollenschläuche innigst mit den Staubbeuteln verbunden; beim Auswachsen der Frucht reissen entweder die ganzen Staubblätter von ihrem Grunde oder doch die Staubbeutel von den Fäden ab und bleiben an den Narben hängen. Die Blüthen bilden spitz cylindrisch-kegelförmige Körper. Erst in Folge des Reifens der Frucht werden die Spitzen der Perigonblätter von einander getrennt.

J. Jacquini L. (Taf. XI, Fig. 27). — Beobachtungen in den piemonteesischen Alpen (1878) und Culturen (seit 1883). — Pflanze blüht in ausgeprägten Pulsen. Die Blüthezeit verläuft in einem Kalendertage. Am Vorabend bereits sieht man die prächtig rothen Narben[1]) — J. Jacquini ist in der Blüthe jedenfalls eine der schönsten Juncaceen — aus der Spitze des Perigons hervorschimmern. Am frühen Morgen strecken sich die Narben vor und entrollen sich. Gegen 8 Uhr beginnt das Perigon sich zu öffnen, erreicht aber erst um Mittag die sternförmige Ausbreitung. Um diese Zeit beginnen auch die Beutel aufzuspringen und entleeren sich ihres Pollens. Gegen 5 oder 6 Uhr Nachmittags ist dieser Vorgang beendigt, und die Turgescenz der Blüthe lässt bemerklich nach. Als Schwellkörper fungiren die untersten Parthieen der Staubfäden. Die Blüthe schliesst sich am späten Abend oder in der Nacht. — In meinen Culturen blühten einzelne Blüthen erst nach Mittag auf; diese waren am Nachmittage zuerst weiblich; das Perigon breitete sich nach

1) Die Narbenschenkel selbst sind lebhaft purpurroth, erscheinen aber durch den dichten Ueberzug der weissen, sammetartigen Papillen rosenroth.

kurzer Zeit aus; das Aufspringen der Beutel erfolgte entweder noch an demselben Nachmittage oder erst in den Morgenstunden des zweiten Tages; demgemäss trat auch das Schliessen der Blüthe entweder schon in der ersten Nacht ein oder verzögerte sich bis zum Mittag des zweiten Tages.

J. lampocarpus Ehrh. (Taf. XI, Fig. 28). — Beobachtungen in der freien Natur und an Culturen, seit 1883; bestätigende Beobachtungen von Kerner. — Bald in Pulsen, bald continuirlich blühend. — Narben in der Regel am frühen Morgen vorgestreckt; das Perigon sich bald darauf öffnend. Staubbeutel bald vor Mittag, bald erst am Nachmittag sich öffnend (offenbar von der Witterung stark abhängig). Am Abend schliesst sich die Blüthe; dabei bleiben die Narben vorgestreckt und sind zunächst noch frisch; bei trockenem Wetter schrumpfen sie aber am andern Morgen deutlich ein. Oeffnungswinkel selten über 150° steigend. — Das Vorstehende schildert den häufigsten Verlauf der Anthese; ziemlich viele Blüthen aber binden sich nicht an die angegebenen Tagesstunden. Oeffnen sie sich erst im Verlaufe des Tages, so findet das Aufspringen der Beutel nicht selten erst am folgenden Vormittag statt, und die Blüthe schliesst sich dann am Nachmittag oder Abend des zweiten Tages. Zuweilen kommt es auch vor, dass eine Blüthe, welche am Abend die Narben zwischen den Spitzen der Perigonblätter erkennen lässt, sich noch nicht am folgenden, sondern erst am zweiten Tage öffnet. — Auch Aug. Schulz (Bibliotheca botanica, 1890, XVII, p. 171) erklärt den J. lampocarpus für ausgeprägt proterogyn und hebt mit Recht hervor, dass spontane Selbstbefruchtung bei ihm gewiss selten, Kreuzbefruchtung durch den Wind aber wohl häufig ist.

J. lomatophyllus Spreng. (Taf. XI, Fig. 25). — Topfcultur der aus dem Berliner botanischen Garten erhaltenen Pflanze, 1887. — Ganz ausgezeichnet in Pulsen blühend; fast alle Blüthen der drei Blüthenstengel, welche bei mir zur Blüthe gelangten, waren an denselben Tagen geöffnet. Als ich am 7. August 1887 (nach mehrwöchentlicher Abwesenheit) um 1½ Uhr Nachmittags die Pflanzen untersuchte, fügte es ein glücklicher Zufall, dass die Anthese gerade anfing. Bei einigen Blüthen sah man eben die Narben als rothen Punkt zwischen den Spitzen der Perigonblätter erscheinen; bei anderen ragten die Spitzen, bei noch anderen bereits die oberen gedrehten

Theile hervor; bei einigen endlich spreizten die Narben bereits, wobei sie mit der Verlängerung des Griffels einen Winkel von etwa 40° bildeten, und das Perigon sich zur Trichterform geöffnet hatte. Griffel und Narben sind prächtig purpurroth gefärbt, die letzteren zwar mit langen, glashellen Papillen bedeckt, welche aber nicht so dichtgedrängt stehen, dass sie die lebhaft rothe Farbe abschwächen (Länge der Papillen gleich dem Durchmesser der Narbenschenkel). — Am Nachmittag um 5 Uhr hatte sich eine grosse Anzahl von Blüthen geöffnet, die gefördertsten bereits sternförmig (mit 180° Divergenz der Perigonblätter); Abends 7 Uhr war die Zahl der geöffneten Blüthen noch grösser, indessen war noch kein Beutel aufgesprungen, obwohl alle strotzend voll von kräftigem Pollen waren. — Am 8. August, Morgens 7 Uhr, waren alle geöffneten Blüthen nunmehr sternförmig geöffnet, aber der Zustand noch rein weiblich. Erst zwischen 8 und 9 Uhr sprangen die Beutel auf, und der Blüthenstaub war nun so reichlich vorhanden, dass beim Anklopfen an den Stengel kleine Wölkchen von Pollen umherstäubten. Um 3 Uhr war der Zwitterzustand beendigt; die Beutel waren völlig entleert, und der Pollen stäubte nicht mehr umher; einzelne Narbenschenkel zeigten bereits deutliches Schrumpfen der Papillen. Um 5 Uhr war dies Schrumpfen noch deutlicher geworden; an einigen Narben schwand auch bereits die schöne Schraubenform und machte unregelmässigen Krümmungen oder Verbiegungen Platz; die Perigonblätter näherten sich einander ganz sichtlich. Am folgenden Morgen waren alle Blüthen geschlossen; die (aus dem Perigon hervorragenden) Narben zeigten an etwa der Hälfte der Blüthen deutliche Zeichen des Verfalles (verschrumpfte Papillen, braunrothe Färbung der Schenkel, ja selbst in einzelnen Fällen Verschrumpfung der Schenkel), während sie an den übrigen Blüthen so völlig frisch aussahen, dass man sie für noch conceptionsfähig halten musste. Diese Blüthen haben also am dritten Tage der Anthese (nach dem Zwitterstadium des zweiten Tages) noch ein kurzes weibliches Stadium, welches etwa bis zum Mittag dauerte. — Am 9. August blühten noch einige rückständige Blüthen auf; ihre Anthese dauerte nur zwei Tage; sie waren am 9. rein weiblich, am 10. zwitterig und schlossen sich am Abend desselben Tages unter deutlichem Welken der Narben. Nunmehr waren an allen drei Stengeln keine entwickelungsfähigen Blüthen mehr übrig.

J. maritimus Lam. (Taf. XII, Fig. 47). — Beobachtungen auf den ostfriesischen Inseln und an von dort in den Garten verpflanzten Exemplaren, 1884 und 85. — Das Blühen scheint continuirlich, nicht in Pulsen zu verlaufen. — Die Blüthendauer der einzelnen Blüthe beträgt in der Regel etwa 36 Stunden. Am frühen Morgen des ersten Tages treten die Narben aus dem noch geschlossenen Perigon hervor. Das ganze Pistill ist purpurroth gefärbt, Griffel und Narbe noch etwas kräftiger als der Fruchtknoten; die Narben sind mit kurzen, weissen, sammetartigen Papillen bedeckt. Der weibliche Zustand dauert den ganzen ersten Tag; während desselben öffnet sich, langsam und gleichsam zögernd, das Perigon, bis es zuletzt auf etwa 160° ausgebreitet ist. Dies langsame Aufblühen ist einigermassen auffallend, da der Sockel der Blüthe sehr kräftig ist und einen breiten Ring von Schwellgewebe entwickelt. Am zweiten Tage springen (jedoch nicht zu bestimmten Stunden) die Beutel auf; am Nachmittag oder Abend dieses Tages beginnen die Blüthen deutlich sich zu schliessen und zugleich bräunen sich die Narben. Auch dieses Schliessen erfolgt etwas zögernd; häufig fand ich am dritten Tage Blüthen, deren innere Perigontheile fest geschlossen waren, während die äusseren noch sparrig abstanden.

J. obtusiflorus Ehrh. — Cultivirte Exemplare im botanischen Garten zu Kew; Juli 1888. — Die Pflanze blüht in ausgezeichneten Pulsen mit je drei- bis viertägigen Intervallen, während deren keine Blüthe geöffnet war. — Die Blüthen öffnen sich gegen 6 Uhr Vormittags, doch legen sich zunächst nur die Perigonblätter auseinander und der Griffel streckt sich; die Narbenschenkel bleiben zunächst noch zusammengedreht und entwickeln sich gewöhnlich erst nach 1 bis 2 Stunden. Gegen 10 Uhr Vormittags geht das weibliche Stadium in das zwitterige über, indem nun die Beutel aufspringen. Von 11 bis 1 Uhr befindet sich die Blüthe auf der Höhe der Entwickelung. Das Perigon ist am weitesten (auf 60 bis 90°) geöffnet; die Narbenschenkel sind ganz entrollt; die meisten Staubbeutel sind aufgesprungen und zum Theil schon durch Rechtsdrehung völlig entleert; der Rest der Antheren öffnet sich bald nach Mittag. Schon wenige Stunden nachher (sicher um 5 Uhr Nachmittag) nähern sich die Perigonblätter wieder und schliessen sich am Abend völlig. Dabei bleiben die vorgestreckten Narben ausserhalb des Perigons

und bleiben anscheinend während der Nacht noch empfängnissfähig; doch wird dieses nachträgliche weibliche Stadium schwerlich für die Befruchtung ausgenutzt, da der unnütz verstreute Pollen in die sich schliessenden Blüthen eingeschlossen wird. — Griffel weiss, Narbenschenkel blassroth gefärbt, letztere mit kurzen sammetartigen weissen Papillen.

J. pelocarpus E. M. — Nordamerika. Im Herbarium von Upsala sah ich ein Herbariums-Exemplar von Wilmington in Nord-Carolina mit zahlreichen sternförmig geöffneten Blüthen. Die Pflanze blüht also wahrscheinlich in ausgesprochenen Pulsen. — Vor dem Oeffnen des Perigons schieben sich die verlängerten Narben auf dem sehr langen Griffel aus der geschlossenen Blüthe heraus.

J. punctorius Thunberg (Taf. XI, Fig. 26). — Cultur von Pflanzen aus dem Berliner botanischen Garten. — Diese dem J. obtusiflorus sehr nahestehende Art zeigt auch in Beziehung auf die Anthese ein ähnliches Verhalten. Der Oeffnungswinkel beträgt 90—120°, selten mehr. — Ob das Blühen in deutlichen Pulsen stattfindet, habe ich leider nicht beachtet.

J. pygmaeus Richard in *Thuillier* (Vergl. auch J. fasciculatus Schousboe). — Beobachtungen auf der nordfriesischen Insel Amrum im Juli 1886. — Die Blüthen öffnen sich zwischen 6 und 7 Uhr Vormittags und schliessen sich bereits um Mittag wieder; das Aufspringen der Beutel findet von 9 Uhr an statt. Der Oeffnungswinkel beträgt nur 30 bis 40°, so dass die völlig geöffnete Blüthe nur Kelchglas- (oder Tulpen-) Form annimmt. Das Pistill ist wenig mehr als halb so lang als die Perigonblätter; der ei-pyramidenförmige Fruchtknoten endigt in einen äusserst kurzen Griffel; die drei Narbenschenkel — blasspurpurroth mit sehr langen glashellen Papillen — sind entweder in horizontaler Richtung oder doch nur wenig schräg-aufwärts gedreht und reichen also nicht an das obere Ende des Perigons oder noch viel weniger aus demselben hervor. — Fremdbestäubung ist hiernach nicht ausgeschlossen; aber sie ist doch recht unwahrscheinlich, da der aus den Beuteln entleerte Blüthenstaub innerhalb des Perigons bleibt und zum grössten Theile direkt mit den unmittelbar vor den Antheren liegenden Narbenschenkeln in Berührung kommt. — Bei dem Schliessen des Perigons werden

die Staubblätter und die Narben so dicht an einander gedrückt, dass es später leicht den Anschein gewinnen kann, als habe Kleistogamie stattgefunden, welche aber wahrscheinlich auch wirklich vorkommt. — Die befruchteten Blüthen bilden geschlossen spitze, sehr schmal pyramidenförmige Körper, welche die schmal pyramidenförmige Frucht einschliessen, und sind z. B. auffallend verschieden von den durch die relativ starke junge Frucht stets offen gehaltenen Blüthen von J. supinus Mch. (mit welcher Art der Juncus pygmaeus vergesellschaftet vorkommt, und mit dem er auch gewöhnlich die charakteristische rothe Farbe theilt).

J. repens Michx. — Sumpfpflanze von Cuba und den südöstlichen Vereinigten Staaten. Herbariumsexemplare. — Blüht sehr wahrscheinlich kleistogam. Das Pistill ist bedeutend kürzer als das (übrigens an Länge sehr veränderliche) Perigon; Schwellgewebe scheint kaum vorhanden zu sein.

J. setaceus Rostkovius. — Eine seltene Art der südöstlichen Vereinigten Staaten. — Blüht nach Herbariumsexemplaren anscheinend stets kleistogam. Ernst Meyer bemerkte im November 1845 zu den von Drummond unter Nr. 367 ausgegebenen Exemplaren: „In hoc specimine stamina florum fere omnium destructa. Antherae effoetae passim ad styli basin adglutinatae sunt. Filamentorum nonnisi rudimenta observavi sex.“ Dies schildert deutlich das Verhalten kleistogamer Blüthen, wenn auch Ernst Meyer damals nicht im Stande war, den vollen Sachverhalt zu erkennen.

J. squarrosus L. (Taf. XI, Fig. 1—7). — Beobachtungen in der freien Natur seit 1870, welche aber stets lückenhaft blieben; Culturen der Pflanze wollten mir nie gelingen. — Das Blühen erfolgt offenbar in Pulsen; bei schwächeren Stengeln blühen nicht selten die allermeisten Blüthen gleichzeitig auf. — Blüthendauer weniger als 12 Stunden. Früh am Morgen öffnet sich die Blüthe bis zu sternförmiger Ausbreitung und ist dann für eine kurze Zeit weiblich. Das Aufspringen der Beutel findet von 8 Uhr Morgens an statt. Bald nach Mittag schliesst sich die Blüthe. — Das hier Gesagte scheint die Regel zu bilden; ob grössere Abweichungen davon häufig vorkommen, muss ich unentschieden lassen; in einzelnen Fällen findet man am Nachmittage geöffnete Blüthen, welche viel-

leicht erst später am Vormittage aufgeblüht sind. In einzelnen solchen Fällen scheinen die Blüthen beinahe homogam zu sein. — Ich führe wörtlich an, was Schulz (Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsvertheilung der Pflanzen; Bibliotheca botanica, II, 10, p. 102) über sie sagt: „Die Blüten sind im Riesengebirge, wo ich diese Art in Menge beobachtete, homogam oder sehr schwach proterogyn. Die Narbe kommt in vielen Fällen erst nach dem Aufblühen zur vollständigen Reife. Gewöhnlich ist dieselbe noch nach dem Ausstäuben der Antheren befruchtungsfähig. — Die Blüthen öffnen sich, wie es scheint, bei trübem Wetter wenig, so dass manche verblühen, ohne sich geöffnet zu haben. Spontane Selbstbefruchtung findet im letzteren Falle stets statt." — Die sehr kurzen Filamente sind unten in eine dicke feste Schuppe verbreitert; die sechs Schuppen der Staubblätter schliessen zu einem hypogynen Ring zusammen, ohne aber verwachsen zu sein.

J. striatus Schousboe. — Cultur von Exemplaren aus Montpellier, welche ich der Güte von J. Duval-Jouve verdankte, 1887 und 88. — Das Blühen erfolgt nicht in Pulsen. Dem Oeffnen des Perigons geht ein Vorstrecken der Narben, also ein weibliches Stadium von etwa einem Tage vorher. Das Perigon öffnet sich meistens am frühen Morgen, die Beutel springen dann von Mittag an auf; dieses Zwitterstadium dauert weniger als zwölf Stunden. Oeffnet sich das Perigon erst gegen Mittag, so rückt das Aufspringen der Beutel entsprechend weiter in den Nachmittag hinein. Am dritten Tage ist die Blüthe bei geschlossenem Perigon wieder weiblich; das Schrumpfen der Narben wird erst am Abend dieses Tages oder am vierten Tage bemerklich.

J. supinus Mch. — Beobachtungen in der freien Natur und an Culturen; 1885 und 88. — Deutlich in Pulsen blühend. — Die Narben schieben sich (der Griffel ist sehr kurz) nicht aus der Spitze des Perigons hervor; die Perigonblätter öffnen sich (etwa zwischen 6 und 7 Uhr Morgens) bis 180° und darüber; die Narbenschenkel sind widderhornförmig in fast horizontaler oder doch nur wenig schräger Lage gewunden. Zwischen 8 und 9 Uhr beginnt mit dem Aufspringen der Beutel das Zwitterstadium. Bald nach Mittag beginnen meistens die Perigonblätter wieder aufzusteigen und liegen bereits gegen 6 Uhr dem Fruchtknoten fest an; in nicht ganz

wenigen Blüthen fand dieses Schliessen auffälliger Weise erst vom Mittag des zweiten Tages an statt; die Blüthendauer ist also entweder ein halber oder anderthalb Tage; während der letzten Zeit sind wahrscheinlich die Narben noch empfängnissfähig.

J. Tenageja Ehrh. — Culturen im Jahre 1886. — Nicht in Pulsen blühend, wenn auch an einzelnen Tagen viel mehr Blüthen geöffnet sind als an anderen. — Griffel sehr kurz; Narbenschenkel nicht vorgestreckt, in horizontaler Ebene oder selbst etwas schräg abwärts widderhornförmig gewunden. — Das Perigon öffnet sich bald gegen 6 Uhr, bald erst zwischen 8 und 9 Uhr Morgens; gewöhnlich blieb es kelchglas- oder turbanförmig, an einzelnen Tagen aber breitete es sich wirklich sternförmig (auf etwa 180°) aus; dabei tritt die Eigenthümlichkeit auf, dass die inneren Perigonblätter sich weiter zurückbiegen, als die stets noch etwas aufrechten äusseren Perigonblätter. — Die Staubbeutel springen meist von 9 Uhr, manchmal aber erst von 11 Uhr an auf; dann tritt also das kurze Zwitterstadium ein. Schon von 1 Uhr an erheben sich die Kelchblätter wieder und gegen 3 Uhr ist äusserlich gar nicht mehr zu erkennen, welche Blüthen am heutigen Tage geöffnet gewesen sind. — Das sich schliessende Perigon legt sich nicht über der Narbe zusammen, da es am Ende der Blüthezeit nur wenig länger ist als der Fruchtknoten; die Narben vertrocknen aber sehr rasch und zwar noch am Tage des Blühens. — Sehr wahrscheinlich kommt auch gelegentlich Kleistogamie vor, jedoch chasmantherisch, welche Form natürlich schwer zu constatiren ist.

J. tenuis Willd. — Topfculturen im Jahre 1885. — Ausgesprochene Pulse. — Dauer der Anthese überaus kurz. — Die röthlichen Narben schieben sich nicht aus dem geschlossenen Perigon hervor, doch sieht man sie an den aufblühenden Blumen am frühen Morgen zwischen den Spitzen der Perigonblätter hervorschimmern. Der Griffel ist sehr kurz, die Narben ziemlich lang und bei voller Anthese längs gestreckt. Etwa zwischen 7 und 8 Uhr Vormittags legen sich die Perigonblätter zurück und erreichen nach etwa einer Stunde den Oeffnungswinkel von 120 bis 150° (selten 180°). Nach kurzem (etwa einstündigem!) weiblichem Stadium beginnt das Zwitterstadium mit dem rasch aufeinander folgenden Aufspringen der Beutel; zwischen 9 und 10 Uhr sind alle geöffnet. Schon um 10½ Uhr

beginnen die Perigonblätter sich wieder zu erheben und um 12 Uhr Mittags sind die Blüthen bereits vollständig geschlossen; dabei werden die Narbenschenkel ineinander gepresst; die Papillen sind schon um Mittag verwelkend und schlaff; ihr Turgor ist vorüber.

J. trifidus L. — Chavanis bei Cogne, 1878; Beobachtungen im botanischen Garten zu Göttingen am 10. Juni 1892. — Ausgezeichnet proterogynisch. Die Narben ragen völlig aus dem Perigon hervor; sie sind grünlich weiss und mit langen, dichtgestellten Papillen besetzt; ihre Länge beträgt 3,3 mm, während die geschlossene Blüthe (vom Grunde bis zur Spitze der Perigonblätter) nur 3,2 mm lang ist. Das weibliche Stadium dauert zwei Tage (wahrscheinlich aber nicht selten noch länger). Dann öffnet sich die Blüthe nahezu sternförmig. Das Zwitterstadium dauert vermuthlich 2 Tage; ich schliesse das aus dem sehr verschiedenen Zustande, in welchem ich am 10. Juni 1892 zwischen 11 und 12 Uhr Vorm. die Blüthen im Göttinger Garten fand. In einigen ganz geöffneten Blüthen waren erst einzelne Beutel geöffnet, in anderen waren alle Beutel aufgesprungen und durch Drehen ihres Pollens entleert; in diesen Blüthen waren zugleich die Papillen der Narben schon sichtlich verschrumpft. Mit dem Schliessen des Perigons vertrocknen auch die Narbenschenkel. — Eine mir von Herrn Professor Dr. Peter zu Göttingen gütigst als Geschenk übergebene, im besten Culturzustande befindliche Topfpflanze, welche ein paar abgeblühte Blüthen und Knospen mit vorgestreckten Narben trug, nahm den Eisenbahntransport nach Bremen so übel auf, dass die Knospen vertrockneten, ohne sich zu öffnen, und dass auch die schon angesetzten Früchte verschrumpften.

J. triglumis L. — Grösstentheils Beobachtungen des Herrn Anton Kerner, Ritter von Marilaun aus dem Jahre 1875. — Die 3 oder 4 Blüthen des Kopfes stehen so dicht gedrängt, dass sie sich auf den zugewandten Flächen gegenseitig abplatten. Die Perigonblätter schliessen während der ganzen Anthese fest um den Fruchtknoten und die Staubblätter zusammen; nur ihre Spitzen gehen auseinander, jedoch nicht weiter, als dass die Blüthe eine Cylinderform annimmt. Die Pflanze ist entschieden proterogyn; in diesem Stadium ist Allogamie möglich; ob durch Wind oder durch Insekten lässt Kerner unentschieden, hält aber doch Ersteres für wahrscheinlich,

da Lockmittel für Insekten, abgesehen von dem in geringer Menge vorhandenen Blüthenstaub, fehlen. „Im zweiten Stadium der Anthese schieben sich die 6 Antheren vor; drei derselben schieben sich zwischen die Spalten, welche zwischen den äusseren und inneren Perigonspitzen bleiben, vor und ragen etwas aus der Blüthe empor — und von diesen wird der Pollen wahrscheinlich durch den Wind davongetragen. Die drei anderen Stamina aber, welche vor den drei inneren Perigonzipfeln stehen, schieben sich in gerader Richtung empor, und ihr Pollen gelangt durch Contact direkt auf die Narben, so dass schliesslich Autogamie stattfindet. Geitonogamie kommt wohl schwerlich vor, ausser, es würden die drei bis vier Blüthen einer Inflorescenz nicht gleichzeitig blühen; dann allerdings wäre Geitonogamie unvermeidlich, doch scheinen immer alle Blüthen zugleich sich zu entwickeln." [1])

J. valvatus Link. — Culturen von Pflanzen aus Portugal, welche ich der Güte des Herrn Professor Rodrigues zu Coimbra verdanke, 1887 und 88. — Continuirlich (nicht in Pulsen) blühend. — Narbenschenkel lang, bald vorgestreckt, bald mehr spreizend, weiss mit langen, glashellen Papillen. – Die Blüthen öffnen sich in Folge der dichten Stellung in den reichblüthigen Köpfen nur trichterförmig, meist auf 30 bis 50, selten 60°. Zuerst ist die Blüthe nach Vorstreckung und Entrollung der Narben weiblich; dieses Stadium dauert gewöhnlich einen Tag; doch öffnet sich das Perigon nicht selten schon während desselben. Am zweiten Tage öffnet sich das Perigon (falls dies nicht schon geschehen ist) und die Blüthe wird durch Aufspringen der Beutel zwitterig; am Abend oder in der folgenden Nacht schliesst sich das Perigon. Dann folgt aber noch ein weibliches Stadium, da die Narben noch einen oder selbst mehrere Tage frisch bleiben; in einem Falle zeigte sich erst am vierten Tage dieses Stadiums ein erkennbares Schrumpfen der Papillen. — Das Geschilderte stellt den regelmässigen Verlauf dar; doch treten auch einzelne Abweichungen auf. So beobachtete ich Blüthen, welche während der Nacht ihre Narben vorstreckten und dann sofort am ersten Tage das Zwitterstadium mit Oeffnen und

---

1) Diesen letzten Satz des Kerner'schen Manuscriptes verstehe ich nur, wenn statt „Geitonogamie" gesetzt wird: „Xenogamie". Fr. B.

Schliessen des Perigons durchliefen — also eine ausserordentliche Verkürzung des ersten weiblichen Stadiums. In anderen Fällen legten sich die Perigonblätter überhaupt nicht auseinander; die Narben wurden zwar in regelmässiger Weise aus der Spitze des Perigons hervorgeschoben und entrollten sich, aber das Perigon öffnete sich nicht weiter; der Blüthenstaub wurde von den aufspringenden Beuteln in den Hohlraum des Perigons entleert und konnte wohl nur zum geringen Theile und nur mit den untersten Narbenpapillen in Berührung kommen. Diese Erscheinung bildet also eine Annäherung an Kleistogamie (zu völliger Kleistogamie wäre natürlich erforderlich, dass die Narben in der Blüthe eingeschlossen blieben, nicht vorgestreckt würden). Bei der langen Dauer der Narben sind die (sehr reichblüthigen!) Köpfe während der ganzen Blüthezeit mit frischen, conceptionsfähigen Narben versehen.

Luzula campestris DC. — Beobachtungen in der freien Natur und an cultivirten Exemplaren von 1865 bis 1888. — Die Haupterscheinungen beschreibt Thomas Meehan unter dem wenig passenden Titel: Monoecism in Luzula campestris (Proceed. Acad. Philad., 1868, p. 156). — Aug. Schulz (Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung der Pflanzen; Bibliotheca botanica, II, 10, p. 102) giebt gleichfalls die Haupterscheinungen richtig an; er sagt dann von „Luzula nigricans Pohl" (d. i. L. campestris DC. var. sudetica Celak.), dass sie weniger proterogyn sei als L. campestris. „Die meisten Narben verbräunen nur an der Spitze ein wenig vor dem Aufblühen; viele sind auch noch ganz frisch. Sofort nach der Oeffnung der Blüthe verstäuben die Antheren, deren Spitzen mit den Spitzen der Perigonblätter in gleicher Höhe sind, gewöhnlich beide Kreise zu gleicher Zeit. Spontane Selbstbestäubung tritt wohl fast immer ein." Diese Form blüht bemerklich später als die sogleich zu beschreibende L. campestris der Ebene, und mag es wohl darauf beruhen, dass das Intervall zwischen dem weiblichen und dem männlichen Stadium so bedeutend abgekürzt ist; nach Schulz fallen beide Stadien sogar in vielen Fällen theilweise zusammen, wodurch ein Zwitterstadium eintreten würde. Wie sich in dieser Beziehung die erst im Juni blühende Luz. campestris var. congesta verhält, habe ich noch nicht feststellen können. — Die Anthese beginnt bei unserer Luz. cam-

pestris DC. var. vulgaris Gaudin mit dem Vorstrecken der oberen Hälften der langen, weissen Narben aus der Spitze des noch geschlossenen Perigons. Dieses rein weibliche Stadium dauert je nach der Witterung einen oder mehrere Tage. Die Narben sterben aber fast immer vollständig ab, ehe die Blüthe sich öffnet (ja nicht selten vertrocknet auch der Griffel und fällt ab, ehe dieses Stadium eintritt). Auf das weibliche Stadium folgt also meistens ein mehrtägiger geschlechtsloser Zustand. Zwischen dem Vortreten der Narben und dem Aufblühen verstreicht ein Zeitraum, den ich zwischen vier und sieben Tagen schwankend fand. Das Perigon öffnet sich also am fünften bis achten Tage nach dem Vorstrecken der Narben (diesen Tag mitgerechnet); am folgenden Tage (also am sechsten bis neunten Tage der gesammten Anthese, jedoch nicht zu bestimmten Tagesstunden) springen die Beutel auf und der Pollen stäubt beim Erschüttern umher. Das Perigon ist also reichlich 36 Stunden lang geöffnet und schliesst sich gewöhnlich in der auf den sechsten bis neunten Tag folgenden Nacht. Uebrigens vermag es sich wegen des inzwischen bereits merklich angeschwollenen Fruchtknotens nicht wieder vollständig zu schliessen. — Das Ausgezeichnete des ganzen Vorganges beruht also in der Einschaltung eines geschlechtslosen Stadiums zwischen das weibliche (Anfangs-) und das männliche (End-) Stadium. Seltener sind beim Aufspringen der Beutel noch die Papillen der unteren Narbenhälften frisch, so dass von einem Zwitterstadium gesprochen werden kann, in welchem möglicher Weise Autogamie stattfinden könnte. — Das Perigon öffnet sich vollständig sternförmig; da es nahezu zwei Kalendertage lang geöffnet bleibt, so findet man auf Excursionen (und daher auch in den Herbarien) leicht geöffnete Blüthen. Das Schwellgewebe ist deutlich, aber nicht übermässig stark entwickelt.

Luzula flavescens Gaudin. — Beobachtungen an Culturen in den Jahren 1886 bis 88. — Ausgezeichnet proterogynisch. Die Spitzen der weissen Narben werden aus dem noch fest geschlossenen Perigon vorgestreckt und fast ganz entrollt. Nach drei- bis viertägiger Dauer dieses weiblichen Stadiums öffnet sich das Perigon für einige Stunden fast sternförmig, und es tritt ein Zwitterstadium ein. In vielen Fällen sind dann aber die Narbenschenkel schon in ihren oberen Hälften abgestorben, und nur die unteren, durch das

Perigon bedeckten Hälften der Narben sind frisch geblieben. In anderen Fällen mag sich auch hier (wie bei L. campestris) durch völliges Absterben der Narben ein geschlechtsloser Zustand (übrigens von kürzerer Dauer) zwischen das weibliche und das spätere männliche Stadium einschieben.

Luzula Forsteri DC. — Beobachtungen an Culturen in den Jahren 1886 bis 88. — Nach einem rein weiblichen Stadium von vier bis fünf Tagen öffnet sich das Perigon (meist am Vormittag, in einzelnen Fällen aber auch am Nachmittag) für einige (bis etwa 12) Stunden; wenige Stunden nach dem Ausbreiten der Perigonblätter springen die Staubbeutel auf; dieses Stadium dauert in der Regel 5—6 Stunden; dann schliesst sich das Perigon wieder. Beim Aufspringen der Beutel sind die Narbenschenkel entweder noch ganz frisch oder bereits, soweit sie aus dem Perigon vorgestreckt waren, abgestorben. — Der Oeffnungswinkel des Perigons beträgt oft weniger als 90°, steigt aber auch auf 120—180°. — Die Anthese verläuft (ebenso wie bei L. flavescens, pilosa und campestris) nicht in Pulsen, sondern continuirlich. — Aug. Schulz (Bibliotheca botanica, 1890, XVII, p. 171) schildert die Verhältnisse auf Grund seiner in Nord-Italien angestellten Beobachtungen folgendermassen:

„Die Blüthen zeigen alle Abstufungen von ausgeprägter bis zu schwacher Proterogynie. — In manchen Blüthen sind die 3—5 mm langen und ziemlich dünnen Narben schon bis zur Basis gebräunt und nicht mehr conceptionsfähig, wenn die hellgelben bis hellbraunen Perigonblätter sich entfalten und die Antheren, entweder alle zu gleicher Zeit oder diejenigen des inneren Kreises ein wenig nach den anderen, verstäuben. Bei anderen Blüthen erfolgt die Perigonöffnung schon, bevor mehr als die Spitzen der Narben verschrumpft sind (die Narben sind in diesem Falle offenbar noch conceptionsfähig); bei noch anderen sogar bereits kurze Zeit, nachdem sich die Narben aus der Blüthenspitze hervorgestreckt haben."

L. glabrata Hoppe. — Pflanzen vom Untersberge, welche ich der Güte von Fräulein M. Eysn in Salzburg verdanke, blühten erst 1891 nach mehrjähriger Cultur im Garten, doch waren die Blüthen bemerklich kleiner als an der am natürlichen Standorte blühenden Pflanze. 1892 waren die Pflanzen weit kräftiger geworden. (Bei der Uebersendung der mit Knospen versehenen Pflanzen im Jahre 1887

blieben alle Knospen, obwohl die Pflanzen mit vollem Ballen versehen waren und in bester Erhaltung eintrafen, auf ihrer Entwickelungsstufe stehen und vertrockneten bald darauf völlig.) — Continuirlich blühend. Im ersten Stadium ist die Blüthe weiblich (Perigon geschlossen, Narben vorgestreckt); dasselbe dauert einen, bei kühler Witterung aber auch zwei oder drei Tage. Dann öffnet sich am Vormittag (nicht zu einer bestimmten Stunde) das Perigon bis auf 120—180°, und eine bis zwei Stunden darauf beginnt das Aufspringen der Beutel. — Das ganze Stadium vom Aufblühen des Perigons bis zum Schliessen dauert gewöhnlich höchstens 24 Stunden; im Jahre 1892 fand ich aber auch einige Blüthen, welche an zwei Kalendertagen (etwa 30—32 Stunden lang) offen waren; in solchen Fällen sprangen die Beutel erst am Abend des ersten Tages oder gar am Morgen des zweiten Tages auf. Gleichzeitig mit dem Schliessen des Perigons verschrumpfen die Narbenpapillen.

L. lutea DC. — Grosser St. Bernhard und Alpenmatten oberhalb Cogne 1878; Beobachtungen an Culturen von Exemplaren, welche ich im April 1892 aus dem botanischen Garten zu Innsbruck erhalten hatte. — Der Verlauf der Anthese erinnert in vieler Beziehung an den von Luz. nivea, wie denn auch der Gedanke nahe liegt, dass diese alpine Art von beschränkter Verbreitung aus L. nivea entstanden ist, indem die letztgenannte Art sich dem Leben auf Hochalpenmatten anpasste, wobei sie die Behaarung fast ganz verlor und dabei eine bläulich-grüne Färbung der Vegetationsorgane annahm. — Continuirlich blühend. Beginnend mit einem weiblichen Zustande, während dessen an den wildwachsenden Exemplaren die Narbenschenkel fast ganz, an den cultivirten aber nur wenig (selten bis zur Hälfte) vortreten. Dieser Zustand dauert 1—2 Tage; dann öffnet sich die Blüthe (soweit es der gedrängte Stand erlaubt) sternförmig. Das Schwellgewebe ist gut, aber doch bei weitem nicht so stark als bei L. nivea entwickelt; seine Oberflächenzellen treten nicht so prall und glänzend hervor. — Die geöffneten Blüthen sind zuerst noch mehrere Stunden, ja in einzelnen Fällen einen ganzen Tag lang, weiblich, da die Beutel erst nach dieser Zeit (und dann nur nacheinander) aufspringen. In dem Zwitterzustande verharren die Blüthen zwei, drei, in einzelnen Fällen selbst vier Tage. Während dieser Zeit ist reichlich Gelegenheit zu Autogamie oder Geitonogamie gegeben;

der Pollen stäubt bei Erschütterungen in Wölkchen umher, rollt zu den tiefer stehenden Blüthen hinab und gelangt auch durch directe Berührung der Staubbeutel mit den Narben benachbarter Blüthen auf diese Narben. — Das Perigon schliesst sich hernach nicht wieder vollständig, so dass die Anthese keinen bestimmten Abschluss findet; indessen sind nach 3—4 Tagen die Narben (welche ebenso wie bei L. nivea durch kurze, dichtgestellte Papillen ein sammetartiges Ansehen haben) wohl nicht mehr conceptionsfähig; die Antheren enthalten aber noch öfters Pollen, und die Blüthe kann daher (ebenso wie bei L. nivea) noch als männliche functioniren.

L. nemorosa E. M. (L. angustifolia Garcke; Taf. XII, Fig. 32 bis 36). — Beobachtungen im Riesengebirge (1874), sowie wiederholt in Niederhessen und in der Gegend von Münden (noch im Jahre 1892). — Culturen im Garten und im Topf. — A. Schulz, Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung der Pflanzen; Bibliotheca botanica, II, 10, p. 102 sagt über diese Art: „Die Proterogynie ist nur schwach ausgebildet. Die Blüthen öffnen sich sehr bald, nachdem sich die kurzen Narben nur ein wenig aus der Blüthe vorgestreckt haben. Die Antheren verstäuben kürzere oder längere Zeit nach dem Aufblühen. Da sich in vielen Fällen die Blüthen nicht weit öffnen und die Antheren die Perigonblätter nicht überragen, so kann der Pollen nur durch stärkeren Wind aus der Blüthe entfernt werden. — Bei der Form rubella Hoppe sah ich im Riesengebirge oft vollständig homogame Blüthen, deren Narben erst beim Aufblühen entwickelt waren, und deren Antheren sofort nach demselben ausstäubten.“ — Diese Angaben weichen von allem sonst für Luzula Bekannten sehr ab, stimmen aber auch mit meinen wiederholten Beobachtungen nicht überein. Nachdem ich schon 1874 im Riesengebirge die Form rubella stark proterogyn gefunden und notirt hatte, dass die Blüthen den ganzen Tag geöffnet sind, habe ich diese Art wiederholt und unter den verschiedensten Umständen beobachtet. Ich fand sie stets ausgeprägt proterogyn. Der weibliche Zustand dauert ein oder zwei Tage. Blüthen, aus denen am frühen Morgen des 1. Juni 1892 die äussersten Narbenspitzen zwischen den Spitzen der Perigonblätter hervortraten, öffneten sich am 2. oder 3. Juni Morgens gegen 7 Uhr. Ich glaube wahrgenommen zu haben, dass dieses weibliche Stadium

in einzelnen Fällen selbst drei Tage dauern kann, doch gelang es mir nicht, diesen Fall an einer der durch Papierreiterchen oder Farbenflecke bezeichneten Blüthen zu beobachten. — Die Blüthen öffnen sich in einer oder zwei Stunden bis zur Sternform (soweit dies der Raum gestattet). Das so eingeleitete Zwitterstadium dauert regelmässig zwei Tage; am ersten Tage springen in der Regel nur einzelne Staubblätter auf; am Vormittage des zweiten Tages befindet sich die Blüthe auf der vollen Höhe der Entwickelung; dann sind alle Staubbeutel geöffnet, und der Pollen stäubt beim Erschüttern der Pflanze in kleinen Wölkchen umher. Am Abend sind die Beutel entleert, und die Perigonblätter beginnen sich zu erheben. Am Morgen des folgenden Tages ist die Blüthe geschlossen und die Narbenpapillen sind deutlich verschrumpft. — Verlängerung des weiblichen Stadiums auf 3—4 Tage, wie sie bei L. nivea nicht selten ist, beobachtete ich bei L. nemorosa nicht. Dagegen zeigte sich die Pflanze äusserst empfindlich gegen jede Störung ihres Vegetationszustandes. Sie liebt bekanntlich lichte, trockene Gehölze. Verpflanzt man ein blühreifes Exemplar behufs besserer Beobachtung in den Topf und hält es dann ein wenig zu nass oder zu schattig, so vermindert sich die Energie des Blühens sehr; die Turgescenz des Blüthengrundes ist weit schwächer, und die Blüthen schliessen sich bereits am Abend des ersten Zwittertages. Da dann die Narben noch frisch sind (wie bereits bemerkt, halten sich die Narben im Zimmer länger frisch als im Freien), so folgt unter diesen Umständen auf das Zwitterstadium noch ein weibliches, welches in der freien Natur ganz fehlt. — Die grosse Verschiedenheit zwischen den Beobachtungen von A. Schulz und den meinigen vermag ich nicht zu erklären.

Autogamie ist bei L. nemorosa recht wohl möglich, Geitonogamie aber wohl wahrscheinlicher. — Gewiss ziehen die weissen Blüthenstände auch die Aufmerksamkeit von Insecten auf sich, wenn auch in geringerem Grade als die viel leuchtenderen von L. nivea.

L. nivea DC. (Taf. XII, Fig. 48). — Beobachtungen in den Alpen und an eigenen Culturen, 1885[1]). Mittheilungen des Herrn

1) Wie L. nivea dürften sich wohl auch die nahe verwandten Arten: L. lactea (Pyrenäenhalbinsel — mit silberweissen Blüthen) und L. canariensis (Canaren — Blüthen trübweiss) verhalten, während die prächtige L. elegans (Azoren — Blüthen

Prof. Dr. Ant. Kerner. — Continuirlich blühend. Auf der längeren Dauer der Einzelblüthe beruht das besonders schöne Aussehen der Blüthenstände, indem stets gleichzeitig mehrere der schneeweissen Blüthen geöffnet sind. — Blüthen mit sehr stark entwickeltem Schwellgewebe, welches von der Blüthenachse und dem inneren Grunde der Perigonblätter gebildet wird; die Zellen desselben sind prall und glänzend vorgewölbt. — Die Anthese beginnt damit, dass die dicht aneinander liegenden Narbenschenkel aus der Spitze der übrigens geschlossenen Blüthe herausgeschoben werden, wobei der Griffel seine volle Länge erreicht. — Nun legen sich die Narbenschenkel unter einem Winkel von etwa 30° auseinander und sind damit empfängnissfähig. Dieses Stadium dauert mindestens einen Tag, manchmal aber auch wesentlich länger; bei kühlem Wetter sah ich es sich bis auf zwei oder drei Tage ausdehnen. Nun öffnet sich die Blüthe (nicht zu einer bestimmten Tagesstunde), und ziemlich gleichzeitig damit springen die Beutel auf (Oeffnungswinkel 150 bis 180°). Dieses Zwitterstadium dauert ein, zwei, bei kühlem Wetter selbst 3—4 Tage; dann vertrocknen die Narben, und es kann, wenn die Staubblätter, was oft der Fall ist, noch etwas Pollen enthalten, ebenso wie bei L. lutea, ein männliches Stadium folgen. Von einem solchen kann man um so mehr reden, weil die Blüthe sich überhaupt nicht wieder schliesst, wie bei den andern Juncaceen, sondern die Perigonblätter sich nur aufrichten und in dieser Stellung verharren. Die Perigonblätter verlieren während der Fruchtreife ihr schneeiges Weiss; da überdies die verwelkten Staubblätter und Narben stehen bleiben, so nehmen die Blüthenstände zu dieser Zeit eine trübe Färbung an.

Selbstbestäubung (Autogamie) ist zwar möglich, aber nicht sehr wahrscheinlich, da die Narben ziemlich weit von den Staubblättern entfernt sind. Häufiger werden wohl bei der dichtgedrängten Stellung der Blüthen, die Narben einer Blüthe in Berührung mit einigen Staubblättern einer anderen Blüthe kommen und auf diese Weise Geitonogamie stattfinden. Kerner macht besonders darauf aufmerksam, dass die Pollenkörner auch leicht auf der glatten Innenseite der

---

blass purpurroth) gleichsam eine rubella-Form dieser Gruppe darstellt. Die mediterran-montane L. pedemontana dagegen steht der mitteleuropäischen L. nemorosa viel näher. Die seltene L. Seuberti (Madeira — Blüthen blass bräunlich) ist dagegen wieder der L. elegans verwandt.

hohlkehlen- oder flach-schaufelförmig gestalteten Perigonblätter hinabrollen und so auf die Narben einer tiefer stehenden Blüthe gelangen können. — Wahrscheinlich wird die Uebertragung des Blüthenstaubes aber auch durch Insekten besorgt. Die grossen schneeweissen Blüthen sind sehr wohl geeignet, Insekten anzulocken, welche überdies in den prallen, vorgewölbten, glänzenden und sehr saftreichen Zellen des Schwellgewebes eine leicht zugängliche Nahrung finden, wenn ihnen der Blüthenstaub nicht genügen sollte, oder wegen des Baues ihrer Fresswerkzeuge nicht zugänglich wäre.

Luzula pilosa Willdenow. — Beobachtungen in der freien Natur und an cultivirten Pflanzen 1884—86. — Fr. Hildebrand führt bereits 1867 diese Art als proterogynische Dichogame auf und bildet eine Blüthe im weiblichen Stadium und eine andere mit sternförmig geöffnetem Perigon aber noch geschlossenen Beuteln (und offenbar vertrockneten Narben!) ab (Fr. Hildebrand, die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen, 1867, p. 18, Fig. 4a, 4b). — Luz. pilosa, ihrem ganzen Baue nach eine echte Waldpflanze, ist ausgezeichnet proterogynisch. Bereits um die Mitte März, wenn die Stengel noch kaum 1/3 ihrer späteren Länge erreicht haben, strecken sich die sehr verlängerten grünlich weissen Narben aus den Blüthen hervor, wobei indessen in der Regel die untersten Theile der Narbenschenkel zwischen den Spitzen der Perigonblätter bleiben. Alle Blüthen sind dann aufrecht (keine Blüthe und kein Ast des Blüthenstandes zurückgeknickt). In diesem rein weiblichen Zustande verharren die Blüthen mehrere (ich beobachtete bis 7) Tage. Bei kühl-feuchtem Wetter bleiben die Narben während der ersten Tage völlig frisch; gewöhnlich aber vertrocknen ihre oberen Hälften während dieser Zeit, so dass nur die untersten Partien (welche zwischen den Spitzen der inneren Perigonblätter liegen) noch empfängnissfähig bleiben; nicht selten aber vertrocknen die ganzen Narben bis zum Grunde, ehe das Perigon sich öffnet. Dieses Oeffnen des Perigons erfolgt am Vormittage durch die eintretende Turgescenz der Basilartheile der Staubblätter und der Innenfläche der Perigonblätter; wenige Stunden darauf springen die Beutel auf und der Blüthenstaub fällt entweder auf die Narben der tiefer gelegenen Blüthen, oder er wird durch Wind und Insekten übertragen; auch Autogamie wird vorkommen, wenn die Grundtheile der Narben noch

frisch sind. Das Perigon öffnet sich sternförmig (oft bis auf 180°); schon am Nachmittag oder Abend desselben Tages schliessen sich die Perigonzipfel zusammen, und damit ist die Blüthezeit geschlossen.

Luzula purpurea Masson. (Taf. XII, Fig. 40—55). — Culturen in den Jahren von 1887 und 1888 aus Samen, welche ich der Güte des Herrn Professor Henriques zu Coimbra verdankte. — Eine in biologischer, morphologischer und systematischer Beziehung höchst merkwürdige Pflanze; die einzige einjährige Luzula-Art. (Vergl. meine Monographie, p. 26, 88.) — Continuirlich, nicht in Pulsen blühend. — Die Blüthen sind klein (kaum 2,5 mm lang), auf zarten Stielen schräg nach abwärts gerichtet, schön purpurroth gefärbt mit purpurbraunen Spitzen der äusseren Perigonblätter und der drei (nicht zwei!) unmittelbar unter der Blüthe stehenden Vorblätter. — Der Griffel und die Narben sind ausserordentlich kurz (beide zusammen nur 0,6 mm, mit dem Fruchtknoten nur 1,25 mm lang, während die inneren Perigonblätter fast 2 mm, die äusseren mit ihren Spitzen 2,5 mm lang sind); daher treten die Narben niemals aus der Blüthe hervor, und die verschiedenen Phasen des Blühens sind äusserlich nur schwer erkennbar. — Die Blüthen sind z. Th. echt kleistogamisch, jedoch, soweit ich beobachten konnte, chasmantherisch; die Antheren liegen etwas tiefer als die (wenig mehr als 1/4 Windung zeigenden) Narben; letztere werden in den kleistogamen Blüthen stark mit Pollen bestäubt. — Die chasmogamen Blüthen öffnen sich am frühen Morgen und sind dann für kurze Zeit weiblich. Meist bleibt der Oeffnungswinkel so klein, dass die Blüthen nur Trichter- oder Eiform annehmen; an sehr günstigen Tagen, bei lichthellem, warmem Wetter öffnen sich aber einzelne Blüthen bis zur Turbanform und selbst noch weiter; ja ich fand einige mit Oeffnungswinkeln von 90 und selbst 120°. Zwischen 7 und 8 Uhr Vormittags (bei trübem Wetter auch später) springen die Beutel auf, und die Blüthe tritt in das Zwitterstadium ein. Dieses Stadium dauert aber nur kurz. Zwischen 8 und 10 Uhr erreicht das Perigon den grössten Oeffnungswinkel; bereits um 12 Uhr beginnt es sich zu schliessen und ist um 3 Uhr wieder festgeschlossen. Da es sich aber nicht ganz vollständig wieder schliessen kann, so sind die abgeblühten Blumen an den folgenden Tagen leicht mit solchen zu verwechseln, welche gerade (mit geringem Oeffnungswinkel!) blühen. — Einzelne Blüthen halten die angegebenen Tages-

stunden nicht inne, sondern blühen am Nachmittage. — Autogamie erscheint auch bei den chasmogamen Blüthen infolge der kurzen Blüthendauer und der engen räumlichen Annäherung der Genitalien fast unvermeidlich. Kreuzung durch den Wind erscheint mir sehr unwahrscheinlich; dagegen legt die lebhafte Farbe der Perigonblätter den Gedanken nahe, dass in den Heimatländern der Pflanze (Portugal, Madeira und canarische Inseln) kleine Insekten die Kreuzung übernehmen.

Die Samenreife erfolgt ungemein rasch; 2½ bis 3 Wochen nach der Blüthe waren (allerdings bei dem schönen warmen Wetter des Frühjahrs von 1889) die Früchte und Samen völlig reif.

Luzula rufescens Fischer. — Südöstliches Sibirien, Kamschatka, Japan. — Herbariumsexemplare dieser der Luzula flavescens Gaudin nahestehenden Art. — Die Anthese verläuft offenbar ganz ähnlich wie bei Luz. pilosa und flavescens.

Luzula silvatica Gaudin (Taf. XII, Fig. 37—43). — Culturen seit dem Jahre 1885. — Continuirlich, nicht in Pulsen blühend. — Pflanze ausgezeichnet proterogynisch; die Narben ragen aus dem geschlossenen Perigon weit und vollständig hervor. Dieser Zustand dauert einen oder zwei Tage (bei kühlem Wetter wohl auch länger). Dann öffnen sich am Vormittag die Blüthen sternartig, und bald darauf tritt durch das Aufspringen der Beutel das Zwitterstadium ein. Gewöhnlich schliessen sich die Blüthen am frühen Nachmittag wieder (seltener erst am Abend); doch kommt es auch vor, dass sie einen Tag länger offen bleiben. Bei dem Schliessen des Perigons sind die Narben entweder ihrer ganzen Länge nach oder doch wenigstens in ihren unteren Hälften noch frisch, und es folgt also anscheinend noch ein weibliches Stadium auf das zwitterige.

Luzula spadicea DC. — Grosser St. Bernhard, 1878; cultivirte Exemplare aus dem botanischen Garten zu Marburg, 1892. — Stark proterogynisch. Soweit sich auf Excursionen beurtheilen lässt, dauert das weibliche Stadium ziemlich lange, ist aber beim Aufblühen der Blüthe bereits beendigt. Hiermit stimmen die Erfahrungen von Aug. Schulz überein, welcher (Bibliotheca botanica, 1890, XVII, p. 171) sagt: „Die Blüthen sind ausgeprägt proterogyn. Die 1 bis 1½ mm langen Narben strecken sich zwischen den Perigon-

blattspitzen hervor und bräunen sich bis zum Grunde, bevor sich das dunkel kastanienbraune Perigon öffnet und die fast filamentlosen Antheren in derselben Art wie bei Luz. Forsteri verstäuben. — Spontane Selbstbestäubung ist somit gänzlich ausgeschlossen." — Ich war im höchsten Grade erstaunt, als die cultivirten Exemplare mir ein völlig verschiedenes Verhalten zeigten. Ich schicke vorauf, dass die Blüthezeit continuirlich, ohne Pulse, verläuft, und dass sie ein sehr ähnliches Bild wie bei L. glabrata gewährt. — In meinen Culturen erwiesen sich die Blüten als ausgeprägt proterogynisch; die Narben wurden vollständig über die Spitzen der noch geschlossenen Perigonblätter hinausgeschoben; dieses Stadium dauerte $2^1/_2$ bis 3 Tage; dann öffneten sich am Vormittage, etwa von 8 Uhr an die Blüthen. Die Dauer dieses zweiten — zwitterigen — Stadiums beträgt meist 30—36 Stunden; die Staubbeutel springen entweder nur theilweise oder auch wohl alle im Laufe des ersten Tages auf. Bald nach Mittag des zweiten Tages erheben sich die Perigonblätter (welche zur Zeit der grössten Turgescenz, soweit es der Raum erlaubt, sternartig ausgebreitet sind) wieder; die Blüthe schliesst sich im Laufe des zweiten Nachmittages, und gleichzeitig verschrumpfen die Narbenpapillen. — Wie verschieden ist der Verlauf nach Schulze's Darstellung und nach meinen oben mitgetheilten Beobachtungen! Nach Schulze zuerst ein weiblicher, dann ein männlicher Zustand, getrennt durch ein, wenn auch nur kurzes, geschlechtsloses Intervall (also ein ähnliches Verhalten wie bei Luz. campestris) — an den cultivirten Pflanzen zuerst ein weiblicher, dann ein zwitteriger Zustand ohne Intervall. — Es kann mir nicht in den Sinn kommen, die Schulze'schen Beobachtungen auf Grund der meinigen für ungenau erklären zu wollen, um so weniger als sie ja von meinen, wenn auch nicht so vollständigen Wahrnehmungen in der freien Natur bestätigt werden. Ich glaube vielmehr, dass L. spadicea, welche an ihren natürlichen Standorten kurz nach der Schneeschmelze, also unter ähnlichen Verhältnissen wie bei uns L. campestris im ersten Frühjahre, blüht, dort das weibliche Stadium der Blüthe so stark ausdehnt, bis die Narbenpapillen verschrumpft sind, während die schon Jahre lang in der Ebene cultivirte Pflanze (welche bei uns in der ersten Hälfte des Mai blüht) sich einer Verkürzung der ganzen Blüthendauer angepasst hat, welche die Folge mit sich führt, dass das Oeffnen des Perigons und das Aufspringen

der Beutel zu einer Zeit eintreten, wann die Narben noch frisch sind. Weitere Beobachtung zur Aufklärung dieser Verhältnisse würden natürlich sehr wünschenswerth sein. — Ich bemerke übrigens noch, dass an einem im Zimmer cultivirten Stocke von L. spadicea die Blüthen sich nur trichterförmig öffneten und bereits am Nachmittage desselben Tages wieder schlossen, während die Narben noch frisch waren, und so also auf das Zwitterstadium noch ein weibliches folgte. Der Culturzustaud dieses Stockes war aber kein guter; es war kein Kies in den Blumentopf gegeben worden und die Wurzeln vertrugen die dadurch erhöhte Feuchtigkeit des Bodens nicht gut.

Distichia Nees et Mayen. — Drei in der Nähe der Schneegrenze wachsende und dort grosse dichte Polster bildende Arten der Anden von Südamerika. Diöcisch. Die weiblichen Blüthen sind sehr unscheinbar und befinden sich versteckt zwischen den Blättern am Ende der Laubtriebe; die männlichen Blüthen von D. muscoides N. et M. und von D. filamentosa Fr. B. sind unbekannt; diejenigen von D. tolimensis Fr. B. haben ein kräftig-braungefärbtes Perigon, erheben sich auf ca. 5 bis 15 mm langen Stielen über die Polsterfläche und öffnen sich trichterförmig.

Marsippospermum Desv. — Zwei antarktische Arten: M. grandiflorum Hooker fil. und M. gracile Fr. B. Die sehr grossen (2—3 cm langen) Zwitterblüthen öffnen sich trichterförmig und sind anscheinend proterogynisch. Da die Perigonblätter ungewöhnlich lang sind, so treten die langen und von einem schlanken Griffel getragenen Narben nicht über das Niveau von deren Spitzen hervor, und es sind daher die einzelnen Phasen wohl nicht scharf abgegrenzt.

Distichia Philippi. — Pflanze der Wüste Atakama und der benachbarten trockenen Gegenden, dichte, stachelige Polster bildend. Zweihäusig. Weibliche Blüthe kurz gestielt, von den stehenden Blattspitzen überragt, mit strohfarbenem Perigon; männliche Blüthe durch einen schlankeren Stiel über die Blattspitzen hinausgeschoben, mit blassbraunem Perigon; beide sich anscheinend trichterförmig öffnend.

Patosia Fr. B. — Zweihäusige Pflanze der chilenischen Cordillere von ähnlichem Wuchse wie Distichia und Oxychloë. Weibliche

Blüthe völlig in der Achsel eines Laubblattes verborgen, nur die fadenförmigen Narben mit Hülfe eines sehr langen Griffels vorstreckend. Männliche Blüthe mit blassbräunlich gelbem Perigon, durch einen schlanken, 1 bis 2 cm langen Stiel über die Blattspitzen hinausgehoben.

Prionium serratum Drège. — Ein bis zwei Meter hoher Strauch des Caplandes, die Wasserläufe begleitend. Die lederfarbenen Zwitterblüthen mit lederigen Perigonblättern in einem sehr reichblüthigen stark verzweigten Blüthenstande. Die Blüthen öffnen sich anscheinend flach schalenförmig, wobei die Staubbeutel und die Narben bis etwa zur Hälfte über das Niveau der Perigonblätter hinausgeschoben werden. Ob die Blüthen proterogyn sind, wage ich nicht zu entscheiden.

Rostkovia magellanica Hooker fil. — Binsenähnliche Sumpfpflanze von Feuerland, den Falklands-Inseln, (Quito??), Neuseeland, Campbells-Insel und Südgeorgien. — Blüthe zwitterig, gross, endständig, anscheinend bis sternförmig geöffnet. Perigon kastanienbraun. Narben auf schlankem Griffel über das Perigon hinausgeschoben.

Anhang.

Ueber den Bau des Pistilles und insbesondere der Narben bei den Juncaceen.

Das Pistill der Juncaceen besteht ausnahmslos (vergl. zahlreiche Figuren der Tafeln) aus drei miteinander verwachsenen Fruchtblättern, welche vor den äusseren Perigonblättern und den äusseren Staubblättern stehen (siehe nebenstehende Abbildung). Die Narben entsprechen den Mitten der Fruchtblätter, die Placenten ihren (verwachsenen) Rändern. Je nachdem die Placenten entweder sehr wenig, oder bemerklich mehr, oder bis zum Zusammentreffen in der Mitte vorspringen, ist der Fruchtknoten einfächerig (Luzula, Rostkovia, die meisten Junci septati), dreikammerig (J. tenuis, homalocaulis, filiformis, Patosia, Marsippospermum) oder dreifächerig (J. capitatus,

effusus, Jacquini etc., Prionium, Oxychloë). Die Scheidewände werden also von den nach innen vorspringenden und in die Placenten endigenden Rändern der Fruchtblätter gebildet (Fig. 13, 14, 16, 17, 30). Bei den meisten Arten mit dreifächerigem Fruchtknoten stossen die Placenten in der Mitte nur zusammen, sind aber entweder gar nicht oder nur ganz am Grunde verwachsen. Zu einer wirklichen Mittelsäule verwachsen sind sie nur bei Juncus repens, Drummondii, Hallii und Parryi. — Das Aufspringen der Fächer erfolgt loculicid in der Mitte der Fruchtblätter der Länge nach; die so gebildeten Fruchtklappen tragen also bei Juncus die Placenten (Scheidewände) mit den daraufsitzenden Samen in ihrer Mitte. Bei



A. Juncus. Blüthe mit 2 Vorblättern; Fruchtknoten dreifächerig. B. Juncus. Vorblattlose Blüthe in der Achsel eines Deckblattes (br); Fruchtknoten einfächerig. C. Luzula. Der Blüthe gehen das zweikielige Grundblatt und zwei Vorblätter (y und z) voraus. In dem einfächerigen Fruchtknoten sieht man die drei Ovula, deren Raphe auf die Innenseite (nach dem Mittelpunkte der Blüthe zu) fallen.

den eben genannten Arten (J. repens u. s. w.) mit in der Mitte verwachsenen Placenten[1]) tritt zur Reifezeit keine Trennung der letzteren ein; dieselben bleiben vielmehr, zu einer Mittelsäule vereinigt, in der Mitte der Frucht stehen; dagegen zerreissen die dünnen Scheidewände, und so werden die drei Fruchtklappen von der stehenbleibenden, die Samen tragenden Säule getrennt. Hierdurch entsteht der

1) J. De La Harpe sagt in seiner ausgezeichneten: Monographie des vraies Joncées, p. 108: „... La diminuation qui s'opère ainsi dans l'étendue des loges ou dans l'espace circonscrit par les cloisons, dépend de la rétraction de ces dernières; rétraction d'autant plus considérable à l'époque de la maturité que les cloisons sont soudées entre elles par leur base. Dans aucun cas, cette soudure ne depasse la moitié de la hauteur de la capsule et le plus souvent elle n'en occupe que le quart ou le cinquième inferieur." Das letzte trifft für Juncus repens, Drummondii, Hallii und Parryi nicht zu.

Anschein einer wesentlich verschiedenen Placentation, welche aber doch in Wahrheit nicht so stark von dem normalen Baue abweicht.

Der Fruchtknoten von Luzula ist, wie bereits erwähnt, einfächerig. Er birgt drei Samenanlagen, welche gerade vor der Mitte der Fruchtblätter stehen und den inneren Raum des Fruchtknotens nahezu ausfüllen (Fig. 34). Dieselben sind (wie bei allen Juncaceen) anatrop gebaut und mit zwei Integumenten versehen (Fig. 39). Ihre Mediane steht senkrecht und fällt mit der Mediane desjenigen Fruchtblattes, vor welchem sie stehen, zusammen (Fig. 32). Die Raphe jeder Samenanlage liegt auf der Innenseite derselben, so dass also die Raphen der drei Samen jedes Fruchtknotens sich nahezu in der Mitte berühren (Fig. 34). Die Samenanlage ist dann in senkrechter Ebene nach aussen gewendet, so dass die Mikropyle aussen neben dem Samengrunde liegt (Fig. 32); sie ist also nach Agardh's Terminologie (Theoria systematis plantarum, 1858) apotrop. — Man wird hiernach geneigt sein anzunehmen, dass jede Samenanlage in der Achsel eines Fruchtblattes aus der Blüthenachse entspringt, und doch ist dies nicht der Fall, wie neuere Untersuchungen mir sicher gezeigt haben. Die Basis des Fruchtknotenfaches wird nämlich nicht von der Blüthenachse, sondern von den Fruchtblättern gebildet. Die verwachsenen Fruchtblattränder (Fig. 32, 45, 55) treten an der Innenwand des Fruchtknotens als rundliche, aber sehr deutlich ausgesprochene Längsleisten hervor. Auf ihnen findet sich das die Pollenschläuche leitende Zellgewebe, welches aus sehr langgestreckten Zellen gebildet und bei manchen Arten (Luz. campestris, purpurea, nutans, caespitosa, die Arten der Untergattung Anthelaea) in der Nähe der Mikropyle in lange, weisse, selten (bei Luz. purpurea) gelbe Haare entwickelt ist. [Diese Haare treten nicht selten mit dem Pollenschlauche in die Mikropyle ein, werden dann beim Reifen des Samens in dieselbe festgeklemmt und geben so Veranlassung zur Entstehung der „semina basi fibrillis tenuissimis affixa", Fig. 39 und 46] [1]). — Jene Längsleisten nun

1) Dieses eigenthümliche Verhalten der fadenförmigen Zellen des den Pollenschlauch leitenden Zellgewebes wurde früher für ein charakteristisches Merkmal der Untergattung Anthelaea angesehen. — K. Koch sagt in den „Beiträgen zu einer Flora des Orients" (Linnaea, 1848, XXI, p. 625), nachdem er seine Luz. angustifolia (eine Varietät der L. campestris) charakterisirt hat, Folgendes: „Diese Art steht der L. multiflora (Juncus) Ehrh. am nächsten, unterscheidet sich jedoch wesent-

gehen in die Basis des Fruchtknotens hinab und vereinigen sich hier in der Mitte; sie liefern dadurch auch für Luzula den (von Celakovsky schon für manche andere Gattung geführten) Beweis, dass die Basis des Fruchtknotens von den Fruchtblättern, nicht von dem Achsenende, gebildet wird. — Die Längsleisten treten bei manchen Arten sehr früh, wann der Fruchtknoten noch oben offen ist, stark hervor. Offenbar hat dies Payer (Organogénie de la fleur, 1857, Tab. 146) zu der Auffassung verleitet, als entspränge die Samenanlage seitlich auf der Fruchtknotenwand aus den Fruchtblatträndern; dies ist aber durchaus nicht zutreffend; die Insertionsstelle liegt vielmehr zweifellos im Grunde des Fruchtknotens. — Das Aufspringen der Frucht von Luzula erfolgt gleichfalls in der Mittellinie der Fruchtblätter; die Fruchtklappen tragen daher auch bei Luzula die Commissuralleisten auf ihrer Mitte (Fig. 45, 55).

Bei Juncus, Rostkovia und Marsippospermum tragen die an der Innenwand des Fruchtknotens entspringenden, von den verwachsenen Blatträndern gebildeten Längsplacenten zwei Reihen oder Doppelreihen von Samenanlagen (Fig. 7, 16, 17, 30). Es ergeben sich hieraus, da drei Placenten vorhanden sind, sechs Reihen (oder Doppelreihen) von Samenanlagen. Wird der Fruchtknoten durch das Zusammentreffen der Placenten dreifächerig, so befinden sich in jedem Fache zwei Reihen (Doppelreihen) von Samenanlagen, welche aber, wie leicht einzusehen ist, verschiedenen Placenten angehören. Die Samenanlagen sind bei Juncus aufsteigend und dabei in nahezu senkrechter Ebene so umgewendet, dass die Raphen der zu einer und derselben Placenta gehörenden Reihen von Samenanlagen von einander entfernt sind (Fig. 7, 17). Die Mikropylen liegen hiernach dicht an der Längslinie, in welcher die Scheidewand mit der Placenta

---

lich durch die schmalen Blätter und durch die Samen, deren fadenförmiger Stiel der Kapselklappe angewachsen ist, eine Eigenthümlichkeit, die auch der L. pediformis (Juncus) Villars zukommt."

Hierin liegt ein Körnchen Wahrheit. Die reifen Samen hängen nämlich, nachdem sie sich bei Eintritt ihrer Reife von der Placenta gelöst haben, noch an dem Bündel weisser, in die Mikropyle eingeklemmter Fäden fest, und diese Fäden entspringen ja eben auf den (den Fruchtblatträndern entsprechenden) Längsleisten, welche die Mitten der Fruchtklappen einnehmen. — Dass die reifen Samen nach ihrer Ablösung noch an diesen Fäden hängen, kann man an jeder reifen Frucht von Luzula nemorosa, sowie der verwandten Arten leicht sehen.

verbunden ist. Oeffnet man also bei einem dreifächerigen Fruchtknoten (etwa bei J. bufonius) ein Fach durch Ablösen der Mitte des betreffenden Fruchtblattes vermittelst eines Längsschnittes und blickt in die Höhlung hinein, so kehren die beiden Längsreihen von Samenanlagen dem Beschauer ihre Rapheseiten zu, so jedoch, dass die Mikropylen der rechten Längsreihe alle rechts, die der linken Reihe alle links liegen. (Die bekannte Figur in J. G. Agardh, Theoria systematis plantarum, 1858, Tab. I, Fig. 3, giebt also für Juncus arcticus nicht diesen Blick von aussen in eines der drei Fächer hinein, sondern [ebenso wie unsere Fig. 13] den Blick von der Mittellinie des Fruchtknotens aus auf eine Placenta, wie es auch in dem erklärenden Texte hervorgehoben ist.) Vergl. Fig. 13 und 14 unserer Tafel, welche aber Längsschnitte durch die Mitte eines dreikammerigen Fruchtknotens darstellen [1]).

Die Pollenschläuche steigen auf den Placenten in unmittelbarer Nähe der Mikropyle-Oeffnungen hinab, nachdem sie die Griffelhöhle (Fig. 35) durchwachsen haben.

Die Verbindung der Fruchtknotenhöhle (bezw. der drei Fruchtknotenfächer) mit dem Griffelcanale ist leicht nachzuweisen (Fig. 11, 14, 32). Letzterer ist dreikantig und mit lockerem, leitendem Zellgewebe gefüllt (Fig. 35).

Die Narben werden, wie bereits bemerkt, von den Mitten der Fruchtblätter gebildet (Fig. 11, 12, 40, 41 u. s. w.). Sie sind solide Körper, im Querschnitte oval, aussen mit Epidermis bekleidet, innen mit Papillen besetzt und dort meist nur mit einer flachen Furche versehen (Fig. 31, 37, 38).

K. Schumann hebt in seinem Aufsatze: Einige Bemerkungen zur Morphologie der Canna-Blüthe (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, 1888, p. 65) sehr richtig hervor, dass alle Monokotyledonen mit Ausnahme der Gramineen und Cyperaceen einen wirklichen, nach aussen mündenden Griffelcanal haben. „Die Griffeläste werden in der Regel sehr früh angelegt, meistens treten sie als die Carpidspitzen zuerst aus dem Centrum des Blüthenprimordiums

---

1) Der Leser wolle sich klar machen, dass Längsschnitte durch die Frucht eine sehr verschiedene Ansicht gewähren, je nachdem die Frucht dreifächerig, dreikammerig oder einfächerig ist, und je nachdem der Längsschnitt durch die Mittelachse oder mehr weniger tangential geführt worden ist.

hervor und der Griffel ist ein Product intercalaren Wachsthums zwischen ihnen und der Spitze des eigentlichen Fruchtknotenkörpers. Die Narben entwickeln sich am häufigsten dergestalt, dass sie einem in der Mitte gebrochenen Blatte gleichen; die Falte ist bald flacher, wie bei den Juncaceen und Palmen, so dass die Pollenschläuche ihren Weg verhältnissmässig oberflächlich finden, meist aber, wie bei den Liliaceen und ihren Verwandten, ist sie tiefer; die Seitenflächen schliessen eng aneinander . . . . . ."

Das Gesagte ist für die Juncaceen durchaus zutreffend. Die Narben werden als die Spitzen der Carpelle von dem ganzen Pistill zuerst angelegt (Fig. 8, 9, 43, 44); dann folgt rasch die Anlage des Fruchtknotens (Fig. 40, 42, 41). Der Griffel bildet sich erst nach dem Fruchtknoten und nach der Anlage der Placenten oder (bei Luzula) nach der Anlage der Samenanlagen. — Der Fruchtknoten nimmt bei Juncus eine dreikantig-eiförmige, dreikantig-cylindrische oder dreikantig-prismatische, seltener dreikantig-pyramidale Gestalt an; bei Luzula überwiegen dreikantig-prismatische oder dreikantig-kugelige Formen. Die Anlage der Samenanlagen erfolgt am oberen Theile der Placenten zuerst und von da an in rascher Folge absteigend. Der Griffel bleibt entweder ganz kurz (Fig. 20, 23 und 29) — in welchem Falle nicht selten Kleistogamie stattfindet, — oder er streckt sich beim Eintritt des ersten (weiblichen) Blüthenstadiums mehr oder weniger stark in die Länge (Fig. 5, 25, 26, 27, 28, 36, 47, besonders stark bei Luzula nivea, Fig. 48) und schiebt dadurch die Narben mehr oder weniger vollständig aus der Spitze der Blüthe hinaus.

Die Narben zeigen ausnahmslos eine Rechtsdrehung (worauf ich zuerst in meiner Bearbeitung der Juncaceen in Engler und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien hingewiesen habe). Diese Constanz der Drehung ist um so interessanter, als auch die Staubbeutel sich (wenn auch mit sehr verschiedener Intensität) stets nach rechts aufdrehen. — Die Drehung der Narben beginnt ausserordentlich frühe. So stellt z. B. Fig. 41 ein ganz junges Pistill von Luzula silvatica dar, bei welchem die Schiefheit schon deutlich ausgesprochen ist. Noch stärker tritt sie in dem $1/2$ mm langen Pistill von Juncus balticus (Fig. 11) hervor. Die Narben winden sich entweder um einander und bilden dann kurz vor der Blüthezeit einen sehr zierlichen Kegel, oder jede derselben dreht sich nur um

ihre Achse. Zur Blüthezeit entrollen sie sich und bilden entweder, wenn die Entrollung der Länge nach geschieht, korkzieherähnliche Formen (Fig. 27, 28 u. s. w.), oder sie werden bei Entrollung in horizontaler Lage widderhornförmig (Fig. 20, 21, 22, 23, 24).

Die Narbenschenkel sind solide, auf der unteren Seite mit Epidermis, auf der oberen mit Papillen besetzte Körper. In der Mitte der Papillen zieht sich, wie bereits oben bemerkt, eine flache Furche hinab (Fig. 38), und diese drei Furchen bilden am Grunde der Narben vereinigt den Griffelcanal. — Von den Papillen sind die randständigen entweder zu sehr langen, glashellen Cylindern verlängert (Fig. 31), welche dann von den gedrehten Narben gleichsam wie Stacheln nach allen Seiten abstehen, oder der Unterschied der Grösse ist weniger stark (Fig. 37); in solchen Fällen bilden dann die Papillen zuweilen einen schönen sammetartigen Ueberzug der Oberseite der Narben.

Nachstehende Zusammenstellung der Farbe der Narben bei einigen Juncaceen dürfte wohl nicht ohne Interesse sein. Die Angaben sind natürlich nach lebenden Exemplaren gemacht. Die Reihenfolge der Arten ist wieder die alphabetische.

Juncus acutiflorus. Hellpurroth oder rosenroth mit langen glashellen Papillen.

J. anceps (var. atricapillus). Grünlich mit sehr langen glashellen Papillen.

J. arcticus. Blassrosa mit glashellen Papillen.

J. atratus. Blasspurpurroth mit glashellen Papillen.

J. biglumis. Wahrscheinlich purpurroth.

J. bufonius. Weiss oder blassrosa mit sehr langen glashellen Papillen.

J. capitatus. Gelblichweiss mit glashellen Papillen.

J. compressus. Purpurroth mit glashellen Papillen.

J. effusus. Hellpurpurn mit weitabstehenden glashellen Papillen.

J. fasciculatus. Wahrscheinlich purpurroth.

J. filiformis. Blassroth mit glashellen Papillen.

J. Fontanesii. Blassgrün mit glashellen Papillen.

J. Gerardi, wie J. compressus.

J. glaucus. Schön purpurroth mit langen, allseitig abstehenden glashellen Papillen.

J. homalocaulis. Weiss.

J. Jacquini. Dunkel und blasspurpurroth, durch die langen Papillen aber rosenroth erscheinend.

J. lampocarpus. Weisslich oder blassroth mit langen glashellen Papillen.

J. Leersii, wie J. effusus.

J. lomatophyllus. Prächtig purpurroth mit weit abstehenden glashellen Papillen.

J. maritimus. Prächtig purpurroth mit sammetartigen Papillen.

J. obtusiflorus und punctorius. Weiss mit ganz schwachem Stich ins Roth, mit mässig-langen Papillen.

J. pygmaeus. Hellpurpurn mit langen abstehenden Papillen.

J. squarrosus. Ziegelroth mit langen glashellen Papillen.

J. striatus. Blasspurpurn mit langen Papillen.

J. supinus. Blassroth mit sehr langen glashellen Papillen.

J. Tenageja. Blassgelblichweiss mit glashellen Papillen.

J. trifidus. Grünlichweiss, mit langen aber dicht gestellten Papillen.

J. valvatus. Weiss mit glashellen Papillen.

Luzula campestris. Grünlich weiss.

L. flavescens. Gelbgrün mit glashellen Papillen.

L. Forsteri. Weiss, schwach gelblich oder grünlich.

L. glabrata. Weiss.

L. lutea. Blass grünlich weiss mit kurzen, sammetartigen Papillen.

L. nemorosa, nivea, pedemontana. Weiss mit kurzen, sammetartigen Papillen.

L. pilosa. Grünlich weiss mit langen, glashellen Papillen.

L. purpurea. Blassgrün mit ausserordentlich langen, glashellen Papillen.

L. silvatica. Blassgrün mit kurzen, glashellen Papillen.

L. spadicea. Grünlich weiss mit ziemlich kurzen, aber nicht sammetartigen Papillen.

Erklärung

Erklärung der Figuren.

Tafel XI.

Fig. 1—7. Juncus squarrosus.

Fig. 1. Eine junge Blüthenanlage von den beiden letzten Vorblättern y und z umhüllt. Man sieht gerade auf den Rücken des letzten Vorblattes z, welches auf beiden Seiten von den Rändern von y umfasst wird. Von der Blüthe selbst sind die drei äusseren Perigonblätter angelegt; sie, sowie zwischen ihnen der gewölbte Achsenscheitel der Blüthe sind sichtbar.

Fig. 2. Spitze eines etwas älteren Blüthenstandes. Der grosse Körper ist die relative Endblüthe, welche von den beiden letzten Vorblättern y und z umfasst wird. Vor dieser Blüthe steht in der Achsel eines zu ihr gehörigen (aber natürlich abgelösten) Vorblattes eine noch sehr kleine Blüthenanlage höherer Ordnung; an ihr ist das nach rückwärts fallende (später zweikielige) Grundblatt bereits angelegt; man sieht an beiden Seiten seine umfassenden Ränder.

Fig. 3. Die kleine Blüthenanlage aus Fig. 2 losgelöst und vom Rücken her gesehen. Das Grundblatt ist am oberen Rande deutlich ausgeschweift. Ausser ihm sind die beiden Vorblätter als schwache Wülste angelegt; die Blüthenanlage selbst stellt erst ein ungegliedertes Zäpfchen ohne alle Blattanlagen dar.

Fig. 4. Blüthenknospe nach Anlage sämmtlicher Blattkreise von oben gesehen. Bemerkenswerth ist das kräftige Vorspringen der Placenten in die oben noch völlig offene Fruchtknotenhöhle. (Vergrösserung leider nicht notirt.)

Fig. 5. Pistill aus einer geöffneten Blüthe. Narbenschenkel lang, fast vier Umdrehungen bildend.

Fig. 6. Querschnitt durch den Fruchtknoten, unmittelbar vor dem Aufblühen der Blüthe. Jede Placenta mit zwei Reihen von Samenanlagen besetzt, welche sich so umwenden, dass die Mikropylen nach der Rinne zwischen Scheidewand und Placenta gerichtet sind.

Fig. 7. Längsschnitt durch eine Samenanlage, unmittelbar nach beendigter Anthese.

Fig. 8—19. Juncus balticus.

Fig. 8. Ein ganz junges Pistill von der Seite gesehen. Fruchtknoten schon deutlich von den drei Narbenspitzen abgesetzt; Griffel noch nicht gebildet.

Fig. 9. Ein noch etwas jüngeres Pistill von oben gesehen. Man sieht in die offene Höhle des Fruchtknotens hinein; die verwachsenen Ränder der Fruchtblätter springen noch kaum merklich als Placenten vor.

Fig. 10. Weiter entwickeltes Pistill. Die Fruchtknotenhöhlen schimmern durch die Wand hindurch, die Placenten springen als kräftige Wülste nach innen vor.

Fig. 11. Weitere Stufe. Die Narben beginnen die Rechtsdrehung; der Griffelcanal ist noch weit geöffnet.

Fig. 12, 13, 14. Pistille von $1^1/_4$ mm Länge aus 3 mm langen Knospen. Fig. 14 Aussenansicht (eine Placenta mit den jungen Samenanlagen schimmert durch die Wand). Die Narben sind in äusserst charakteristischer Weise gewunden; die Papillen treten bereits deutlich auf ihnen hervor. Fig. 13 und 14 stellen Theile von Längsschnitten ganz ähnlicher Entwickelungsstufen dar; bei beiden sieht man in die Fruchtknotenhöhle hinein und zwar jedesmal von der Mitte aus. In Fig. 13 hat man eine Placenta (also die Verwachsungslinie zweier Fruchtblätter) vor sich; in Fig. 14 blickt man zwischen zwei Placenten (in der Mitte nicht völlig zusammenstossend) durch in ein Fruchtfach hinein.

Fig. 15. Pistill aus einer geöffneten Blüthe. Die eingedrückte Linie auf der vorderen Fläche des Fruchtknotens entspricht der Commissur der Fruchtblätter (im Innern also einer Placenta).

Fig. 16. Querschnitt durch den Fruchtknoten eines 1,5 mm langen Pistilles. Die Placenten berühren sich zum Theil im Innern; an den zweireihigen Samenanlagen ist das äussere Integument angelegt.

Fig. 17. Querschnitt durch den Fruchtknoten einer blühenden Blume, die Wendung der ovula deutlich zeigend.

Fig. 18. Zwei junge Samenanlagen, *a* erst mit einem, *b* mit beiden Integumenten versehen.

Fig. 19. Samenanlage (Eichen) aus einer blühenden Blume.

Fig. 20—22. Juncus capitatus; kurzgriffelige Form.

Fig. 20. Kleistogame Blüthe, geöffnet dargestellt. Links ein äusseres Perigonblatt mit dem vor ihm stehenden Staubblatte, rechts ein inneres Perigonblatt; in der Mitte das Pistill.

Fig. 21. Die widderhornförmig gekrümmten Narben dieser Blüthe in stärkerer Vergrösserung.

Fig. 22. Halbreife, kleistogam gebildete Frucht. Oben liegen einige verstreute Pollenkörner; rechts ist eine durch Pollenschläuche an die Narbe befestigte Anthere von dem Staubfaden abgerissen und in die Höhe gehoben; rechts neben der Figur ist ein Staubblatt derselben Blüthe abgebildet, dessen Beutel nicht abgerissen ist.

Fig. 23, 24. Juncus bufonius.

Fig. 23. Pistill aus einer zur Befruchtung fertigen Blüthe. Narben widderhornförmig gekrümmt.

Fig. 24. Die Narben von 23 von oben gesehen und doppelt so stark vergrössert.

Fig. 25. Juncus lomatophyllus. — Längsschnitt durch eine geöffnete Blüthe vor dem Aufspringen der Staubbeutel; rechts ein äusseres, links ein inneres Perigonblatt. Das wohl entwickelte Schwellgewebe wird von der Blüthenachse und dem inneren Grunde der inneren Perigonblätter gebildet; die äusseren Perigonblätter nehmen nicht an demselben Theil. Die Narbenschenkel, der Griffel und der obere Theil des Fruchtknotens sind prächtig purpurroth, der untere Theil des Fruchtknotens braunroth gefärbt.

Fig. 26. Juncus punctorius. — Pistill aus einer geöffneten Blüthe. Fruchtknoten hellnussbraun gefärbt; Griffel weiss; Narbenschenkel weiss, theilweise mit leichtem Stich in das Rothe.

Fig. 27. Juncus Jacquini. — Pistill aus einer geöffneten Blüthe. Fruchtknoten gelblichgrün; Griffel unten blassgrün, oben purpurroth; Narbenschenkel purpurroth mit glashellen Papillen (dadurch im Ganzen rosenroth aussehend).

Fig. 28. Juncus lampocarpus. — Pistill aus einer geöffneten Blüthe. Fruchtknoten blassgrün; Griffel weisslich oder röthlich; Narbenschenkel weisslich bis purpurroth mit langen, glashellen Papillen.

Tafel XII.

Fig. 29—31. Juncus effusus.

Fig. 29. Pistill aus einer geöffneten Blüthe im Zwitterzustande. Fruchtknoten grün; Narbenschenkel hellpurpurroth mit glashellen Papillen.

Fig. 30. Querschnitt durch den Fruchtknoten einer $2^1/_2$ mm langen Knospe; Pistill $1^1/_4$ mm lang. Die Placenten berühren sich noch nicht in der Mitte; die Samenanlagen haben bereits beide Integumente.

Fig. 31. Stück eines Narbenschenkels aus einer eben aufblühenden Blume. Narbenpapillen glashell. Der schräge Verlauf des Narbenschenkels ist selbst an diesem kurzen Stückchen zu sehen.

Fig. 32—36. Luzula nemorosa E. M.

Fig. 32. Theil eines Längsschnitt durch einen Fruchtknoten, die wulstig-verdickte Commissur, den Zusammenhang der Fruchtknotenhöhle mit dem Griffelcanale und den Ursprung, sowie die Umwendung der Samenanlage, welche bereits beide Integumente besitzt, zeigend.

Fig. 33. Pistill und zwei Staubblätter aus einer 1,7 mm langen Knospe (Pistill 0,6 mm lang). Griffelcanal in völlig freier Verbindung mit der Fruchtknotenhöhle. Links ist eine Samenanlage durchschnitten, welche noch gerade ist und keine Integumente angelegt hat. Die Narben sind schon sehr stark gedreht.

Fig. 34. Querschnitt durch einen Fruchtknoten kurz vor der Blüthezeit. Die drei Samenanlagen berühren sich bereits mit ihren Raphen in der Mitte der Fruchtknotenhöhle.

Fig. 35. Querschnitt durch den Griffel des Pistills einer blühenden Blume. Er ist in der Mitte cylindrisch, oben und unten sehr schwach dreikantig. In den den Mittellinien der drei Fruchtblätter entsprechenden Stellen steigt je ein Gefässbündel auf; in der Mitte der dreiseitige, papillöse Griffelcanal.

Fig. 36. Pistill aus einer blühenden Blume. Fruchtknoten grün; Griffel und Narbe weiss gefärbt.

Fig. 37—46. Luzula silvatica.

Fig. 37. Narbenschenkel aus einer Knospe kurz vor dem Aufblühen.

Fig. 38. Derselbe im Querschnitt.

Fig. 39. Samenanlage aus einer blühenden Blume. Das äussere Integument ist in der Umgebung der Mikropyle sehr stark verdickt. In der Nähe der letzteren entspringen lange Haare des leitenden Zellgewebes, welche später in die Mikropyle eingeklemmt werden und die charakteristischen Fäden am Grunde des reifen Samens bilden.

Fig. 40. Längsschnitt durch eine junge Pistillanlage.

Fig. 41. Längsschnitt durch ein wesentlich älteres Pistill; der Griffel wird gebildet, die Narbenspitzen sind bereits deutlich schief.

Fig. 42, 43. Noch jüngere Anlagen als Fig. 40 darstellt; Fig. 42 ein Längsschnitt; Fig. 43 von aussen gesehen mit durchschimmernden Samenanlagen.

Fig. 44. Ganz junge Pistillanlage von oben gesehen. Die drei Fruchtblätter auch nach innen deutlich abgegrenzt, die Samenanlagen aber noch nicht vortretend; Verdickung der verwachsenen Blattränder (der Commissuren) noch nicht bemerklich.

Fig. 44a. Querschnitt durch den Fruchtknoten einer geöffneten Blüthe, die Stellung der drei Samenanlagen mit den nach dem Mittelpunkt des Fruchtknotens zu gewendeten Raphen zeigend.

Fig. 45. Reife Fruchtklappe von innen gesehen, tiefbraun gefärbt. Commissuralverdickung schwach vortretend, an ihrem Grunde ein Büschel der zarten, weissen, geschlängelten Haare.

Fig. 46. Reifer Same, kastanienbraun mit mattem, grauem Ueberzuge, am Grunde gelblich grau mit gelockerter Haut. In die Mikropyle eingeklemmt ein Büschel der weissen, geschlängelten Haare (vergl. Fig. 39 und 44).

Fig. 47. Juncus maritimus. — Pistill und Staubblatt aus einer geöffneten Blüthe. Filament weiss; Anthere schwefelgelb; Fruchtknoten blass-, Griffel und Narbenschenkel kräftig-purpurroth, letztere mit kurzen, weissen Papillen dicht sammetartig bedeckt.

Fig. 47 a, b. Zwei Samenanlagen aus diesem Fruchtknoten. Die Chalaza schon jetzt deutlich in einen kurzen Kegel entwickelt.

Fig. 48. Luzula nivea. — Pistill aus einer blühenden Blume; ausgezeichnet durch den besonders langen Griffel. Griffel und Narbenschenkel weiss gefärbt.

Fig. 48a. Samenanlage aus diesem Pistill; fast kugelförmig gestaltet, die Chalaza nicht kegelförmig entwickelt.

Fig. 49—56. Luzula purpurea.

Fig. 49. Eine geöffnete Blüthe mit den drei unmittelbar unter ihr (und zwar unter den äusseren Perigonblättern) stehenden Vorblättern, welche in dieser Zahl und Anordnung nur bei dieser Art vorkommen. Perigonblätter und Vorblätter sind oben schön purpurroth mit breiten, membranösen Rändern, am Grunde weisslich, die Borsten, in welche sie auslaufen, purpurbraun.

Fig. 50. Pistill aus dieser Blüthe.

Fig. 51. Griffel und Narbe desselben in doppelt so starker Vergrösserung. Fruchtknoten grün; Griffel und Narbenschenkel grünlich weiss, letztere ganz ungewöhnlich kurz und nur wenig gedreht.

Fig. 52. Inneres Perigonblatt einer an der Spitze nur ein klein wenig geöffneten Blüthe mit dem Pistill und drei Staubblättern. Narben stark mit Pollen belegt.

Fig. 53. Zwei Perigonblätter mit den vor ihnen stehenden Staubblättern. Filamente weiss, Antheren sehr blass gelb.

Fig. 54. Reife Frucht; die Umrisse der zwei Perigonblätter sind angedeutet. Die Frucht ist glänzend, oben purpurroth, unten bräunlich.

Fig. 55. Klappe der reifen Frucht von innen gesehen. Auf der Commissuralverdickung reichen die dünnen, langen (bei dieser Art bräunlichen) Haare — vergl. Fig. 39, 44 und 45 — viel weiter hinauf als bei den anderen Arten.

Fig. 56. Samenanlage aus einer blühenden Blume; fast kugelförmig; äusserst kurz gestielt; die Chalaza nur sehr schwach entwickelt.

Fig. 57. Luzula Forsteri. — Fruchtklappe von innen gesehen (Früchte von Coimbra, denen von L. purpurea — s. vorstehend — beigemischt); die Zellen des leitenden Zellgewebes sind nicht in lockere Haare aufgelöst.

Untersuchungen über Bildungsabweichungen an Blättern.

Von

Julius Klein, Professor in Budapest.

Mit Tafel XIII—XVIII.

(Aus den Abhandlungen der ungar. Akademie der Wissenschaften.)

Das Ungewöhnliche, von der Regel Abweichende hat von jeher die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, und so kam es, dass auch die Abweichungen vom normalen Bildungsgange der Pflanzen schon seit längerer Zeit gesammelt und beschrieben wurden und dass sich so mit der Zeit ein besonderer Zweig der Botanik, die vegetabilische Teratologie, entwickelte. Dieselbe verfügt nun auch bereits über eine recht stattliche Literatur, doch ist es richtig, dass — wie Peyritsch[1]) bemerkt — „man auf diesem Gebiete über die ersten Anfänge nicht hinausgekommen ist und keineswegs den Fortschritt wahrnimmt, der auf den übrigen Gebieten der botanischen Wissenschaft sich kundgiebt.“ Und nimmt man die Methode der Teratologie sowie die bisher erreichten Ergebnisse in Betracht, so kann man füglich mit Udo Dammer sagen, dass „die Teratologie in ihrer heutigen Gestalt keine Wissenschaft ist“[2]).

---

1) Siehe: Just, Bot. Jahresbericht, 1874, p. 551.

2) Siehe: Udo Dammer, Handbuch für Pflanzensammler, 1891, p. 104.

Die pflanzlichen Bildungsabweichungen bildeten, wie bekannt, den Ausgangspunkt und die Hauptstütze der Goethe'schen Metamorphosenlehre, und gewannen dieselben dadurch grössere Bedeutung, dass man sie im Sinne dieser Lehre dazu verwendete, um die morphologische Bedeutung der Pflanzentheile zu bestimmen. Besonders die vergrünten Blüthen spielten in dieser Hinsicht eine grosse Rolle, da man aus ihnen den morphologischen Werth der Blüthentheile und besonders der Samenknospen zu erforschen strebte. Nun hat aber Peyritsch[1]) den experimentellen Nachweis geliefert, dass die Vergrünung der Blüthen bei einigen Arabis-Arten durch Blattläuse hervorgerufen wird, und somit ist es also wahrscheinlich, dass die vergrünten Blüthen überhaupt als krankhafte Erscheinungen anzusehen sind und demzufolge für die morphologische Deutung der Blüthentheile keinen absoluten Werth haben.

Damit hat nun eine falsche Richtung der Teratologie ihr Ende erreicht und wurde die weitere Entwickelung dieses Zweiges der Botanik auf den richtigen Weg gelenkt. Und dies um so mehr als neuestens an die Stelle von Goethe's idealistischer Metamorphosenlehre eine materialistische Auffassung der Bildung des Pflanzenkörpers getreten ist. — So hat Sachs[2]) in seiner Abhandlung über „Stoff und Form der Pflanzenorgane" das Princip aufgestellt, dass zwischen der Form eines Pflanzenorgans und der dasselbe bildenden Materie ein causaler Zusammenhang besteht und dass somit die Unterschiede in der Form auf Unterschieden in der Substanz beruhen. Diese Auffassung in die Teratologie eingeführt, kommen wir zu der Folgerung, dass — wenn z. B. an der Stelle einer Blüthe ein beblätterter Zweig sich bildet — dies nicht deshalb geschieht, weil die Blüthe ein metamorphosirter beblätterter Zweig ist und die Blüthentheile umgewandelte Blätter sind, sondern deshalb, weil in diesem Falle solche Stoffe, die zur Bildung einer Blüthe nöthig sind, nicht vorhanden waren, sondern nur solche, aus denen sich ein beblätterter Zweig bilden konnte.

Wenn nun so die Bildungsabweichungen auch keinen absoluten Werth zur Entscheidung morphologischer Frage besitzen, so wird die Teratologie — wie Goebel[3]) sagt — doch „stets ein interessantes

1) Siehe: Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot., XIII, p. 1—23.

2) Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd., p. 452.

3) Schenk, Handb. d. Botanik III, Bd. 1, p. 124.

Gebiet der Botanik bleiben, aber ihre Aufgabe ist eine andere geworden. Dieselbe ist nicht die, aus diesen „Offenbarungen der Natur“ das herauszulesen, was die Entwickelungsgeschichte „mit Hebeln und Schrauben“ derselben nicht abzwingt, sondern die, die Bedingungen des Zustandekommens der Missbildungen zu erklären.“

Obgleich nun auch ich den Werth der Bildungsabweichungen zur Entscheidung von Fragen der Morphologie und Phytogenese nicht unbedingt anerkenne, so glaube ich doch, dass dieselben immerhin Beachtung verdienen, da sie in einzelnen Fällen vielleicht dennoch Fingerzeige bieten, um gewisse Bildungen richtig aufzufassen und dann, weil sie uns jedenfalls Daten zur allgemeinen Kenntniss der Pflanzenwelt überhaupt liefern.

Deshalb habe ich auch schon seit längerer Zeit verschiedene Bildungsabweichungen gesammelt und untersucht und dabei besonders darauf Bedacht genommen, möglichst viele gleichartige Fälle zu erhalten, um daraus, wo möglich, allgemeinere Folgerungen ableiten zu können. Darum kann ich auch das jetzt besonders in der Teratologie so allgemein beliebte Vorgehen nicht billigen, wonach aus der meist oberflächlichen Beschreibung von Einzelfällen dennoch allgemeinere Folgerungen abgeleitet werden, die dann natürlich meist von geringem oder gar keinem Werth sind und es leicht erklärlich machen, dass verschiedene Beobachter oft bei derselben Bildungsabweichung zu ganz entgegengesetzten Ergebnissen kommen.

Bis jetzt liess man ausserdem die Frage nach der Ursache und den Umständen der Entstehung gewisser Bildungsabweichungen meist ganz ausser Acht, und daher wissen wir natürlich darüber auch nicht viel. Bei meinen Sammlungen war ich deshalb stets auch darauf bedacht, und einmal aufmerksam geworden auf die Umstände, unter denen gewisse Bildungsabweichungen aufzutreten pflegen, suchte ich systematisch nach denselben und zwar meist mit Erfolg, da ich auch nicht auf den Zufall wartete, der bis jetzt beim Sammeln von Bildungsabweichungen eine so grosse Rolle gespielt hat.

Ich besitze daher auch eine und dieselbe Bildungsabweichung in mehreren Exemplaren, was deren eingehendere Untersuchung ermöglichte, die bis jetzt in vielen Fällen nicht einmal versucht wurde, da gewisse Bildungsabweichungen nur selten und meist nur einzeln gefunden werden und weil deren Besitzer sich dieselben unversehrt erhalten wollen, sind sie meist auch nicht geneigt, dieselben einer

genaueren Untersuchung zu opfern. So wurden z. B. zweispitzige und Doppelblätter auch bisher schon recht oft gesammelt und beschrieben, aber soweit mir bekannt, ist es bis jetzt noch Niemandem eingefallen einen Querschnitt durch den Blattstiel solcher Blätter mikroskopisch zu untersuchen, und doch ist es naheliegend, davon eine Entscheidung zu erwarten über das Zustandekommen derartiger Bildungen, wie das aus dem hier Mitzutheilenden sich auch wirklich ergeben wird.

Von den vielen bisher gesammelten Bildungsabweichungen will ich jetzt nur die auf Blätter bezüglichen mittheilen und dabei nur insofern eine gewisse Reihenfolge einhalten, dass ich zuerst die quirlig stehenden Blätter — hierher auch die opponirten rechnend — abhandle und darauf die spiralig stehenden folgen lasse.

A. Quirlig stehende Blätter.

Nerium Oleander L.

(Taf. XIII, Fig. 1—5).

Moquin-Tandon[1]) erwähnt ein Oleanderblatt, „an dessen Spitze sich der Beginn einer Vervielfältigung zeigt, indem dieselbe dergestalt gabelig getheilt ist, dass es aussieht, als wäre das Blatt aus zwei miteinander verwachsenen und bis auf den vierten Theil ihrer Länge zusammengeflossenen Blättern gebildet.“

Mir liegen mehrere derartige Blätter vom Oleander vor, von denen fast jedes einen anderen Grad der Ausbildung zeigt (Taf. XIII, Fig. 1—4). Ein Blatt (Fig. 1) hat eine Länge von 120 mm und ist fast bis zur Hälfte in zwei gleich grosse Lappen getheilt, von denen jeder dem spitzen Ende eines gewöhnlichen Oleanderblattes gleicht. Den beiden Lappen entsprechend finden wir zwei kräftig und deutlich entwickelte Mittelnerven, die erst im untersten Sechstel ihrer Länge sich miteinander vereinigen. An der Stelle, wo die beiden Lappen sich vereinigen, war die Blattspreite etwas unregelmässig eingerissen und nach unten zu etwas runzelig, was in der Zeichnung nicht wiedergegeben ist. Die folgenden Blätter sind

1) Pflanzen-Teratologie, deutsche Ausgabe, p. 329.

ähnlich gestaltet, nur dass ihre beiden Lappen je kleiner, die beiden Mittelnerven aber auf eine grössere Strecke miteinander vereinigt sind (Fig. 2 u. 3). Ein weiteres Blatt (Fig. 4) schliesslich sieht ganz einfach aus, und nur bei näherer Betrachtung bemerkt man, dass es am oberen Ende zwei ganz unbedeutende und hart nebeneinander befindliche Spitzen zeigt (die in der Zeichnung etwas stärker angedeutet sind), von denen in schwach bogigem Verlauf zwei deutlich hervortretende Nerven nach unten verlaufen, um sich im oberen Fünftel des Blattes zu einem Mittelnerv zu vereinigen.

Was nun die Entstehungsart dieser Blätter betrifft, so wird gewiss Jeder das in Fig. 1 abgebildete Blatt, schon nach dem Aeusseren, für ein Doppelblatt erklären, das aus der Vereinigung zweier Blätter hervorgegangen ist. Dasselbe könnte auch noch für die in Fig. 2 und 3 abgebildeten Blätter angenommen werden, während die Blätter in Fig. 4 und 5 eher einfache, an der Spitze gabelig getheilte Blätter zu sein scheinen.

Um in dieser Hinsicht Gewissheit zu erlangen, untersuchen wir bei schwacher Vergrösserung den Querschnitt der Stiele dieser Blätter.

Der Querschnitt des Stieles ist beim gewöhnlichen Oleanderblatt mehr weniger dreieckig mit abgerundeten Ecken. In seiner Mitte weist er einen stark entwickelten, halbmondförmigen Fibrovasalkörper auf, der dem Mittelnerv entspricht; rechts und links davon, nahe den Ecken, finden sich beiderseits ganz schwach ausgebildete Gefässbündel, deren Zahl und Stellung zu einander, je nach den Blättern und je nach der Stelle, woher der Querschnitt stammt, verschieden sein kann; so findet man am selben Querschnitt meist, rechts und links, je einen Seitennerv, doch kommt es vor, dass auf der einen Seite 1—2, auf der anderen 2—3 oder beiderseits 2 Seitennerven auftreten, die bald etwas entfernt, bald etwas genähert zu einander erscheinen und selbst einander berührend die gegenseitige Vereinigung anzeigen. Betrachten wir nun den Blattstiel-Querschnitt des in Fig. 1 abgebildeten Blattes (Fig. 1a), so ergiebt sich, dass dasselbe, wie das auch schon nach seinem Aeusseren wahrscheinlich war, ein wirkliches Doppelblatt ist und dementsprechend auch am Querschnitt die Fibrovasalkörper zweier Blätter aufweist. Nämlich zwei halbmondförmige Mittelnerven und rechts und links von jedem je einen Seitennerv. Merkwürdig erscheint es, dass hier, wo die Vereinigung der beiden Blätter doch schon eine recht weitgehende ist,

dennoch selbst die nun als inneren erscheinenden beiden Seitennerven zur Ausbildung kamen. Wir sehen also, dass dieses Blatt die Gefässbündel-Elemente zweier Blätter in sich aufnimmt und somit, wie es schon sein Aeusseres vermuthen liess, aus der Vereinigung zweier Blätter hervorging, somit als Doppelblatt bezeichnet werden kann.

Aehnlich ist es mit dem in Fig. 2 abgebildeten Blatte. Sein Querschnitt (Fig. 2a) enthält auch zwei gesonderte, jedoch einander bedeutend genäherte Mittelnerven und rechts und links von denselben hier je zwei Seitennerven, deren Zahl jedoch nach dem oben Gesagten nicht von Bedeutung ist, so dass ich im Folgenden auf die Seitenbündel überhaupt nicht mehr Rücksicht nehmen werde. Die beiden inneren Seitennerven des vorigen Querschnittes kamen hier nicht mehr zur Ausbildung.

Beim dritten Blatte (Fig. 3a) findet sich scheinbar nur ein Mittelnerv, an dem jedoch eine schwache Einbiegung und eine lichte Stelle in der Mitte andeuten, dass wir es auch in diesem Falle mit einem aus zwei Theilen entstandenen Mittelnerv zu thun haben.

Merkwürdiger Weise zeigt auch das in Fig. 4 abgebildete Blatt ganz die gleichen Verhältnisse bezüglich des Mittelnervs, obgleich dessen Spreite hier keine Sonderung in zwei Theile aufweist und selbst die zwei Zähne an seiner Spitze so klein sind, dass sie nur bei genauerer Betrachtung auffallen. Auch hier ist das dem Mittelnerv entsprechende Gefässbündel in seiner Mitte eingebogen und zudem doppelt so stark als das entsprechende Gefässbündel eines gewöhnlichen Blattes, das mit dem hier in Rede stehenden im selben Wirtel stand. Im ersteren sind 60 Gefässreihen zu zählen, während im anderen nur 32 vorkommen. Diese Zahlen haben wohl keinen absoluten Werth, da die Zahl der Gefässreihen in Mittelnerven bei anscheinend gleich grossen und starken Blättern nicht unbedingt gleich sein muss, selbst wenn dieselben aus demselben Quirl stammen. Immerhin können aber diese Zahlen einen Maassstab abgeben für die mehr-weniger starke Entwickelung eines Gefässbündels; zudem ist hier der Unterschied ein so bedeutender, dass die eine Zahl fast das Doppelte der anderen beträgt, und somit bin ich geneigt, selbst das in Fig. 4 dargestellte Blatt für ein Doppelblatt zu halten, bei dem jedoch die Vereinigung beider Theile sehr weit gediehen ist.

Um so merkwürdiger ist es, dass das folgende Blatt (Fig. 5) im Stielquerschnitt ganz die Verhältnisse eines gewöhnlichen Blattes

aufweist. Sein mittleres Gefässbündel ist halbmondförmig, einfach, ohne jede Andeutung, dass es etwa aus zwei Theilen entstanden, zudem in Grösse und Ausbildung fast kaum abweichend von dem entsprechenden Bündel eines in demselben Quirl gewesenen, normalen, einspitzigen Blattes. Im ersteren Fall betrug die Zahl der Gefässreihen 69, im anderen 66. Das Alles würde nun dafür sprechen, dass wir es bei dem in Fig. 5 abgebildeten Blatte mit einem einfachen, an seiner Spitze gabelig getheilten, d. h. zweispitzigen Blatte zu thun haben. Und das verräth sich, wie ich glaube, auch in der Ausbildung seiner Spitzen, die ganz anders gebildet sind als in den vorigen Fällen, indem sie fast unter stumpfem Winkel aneinander stossen und auch die in sie abzweigenden Mittelnerven einen anderen Verlauf nehmen als z. B. bei Blatt 4 oder 3. Die hier erwähnten abnorm entwickelten Blätter bildeten je ein Glied eines normalen, dreigliedrigen Blattwirtels[1]), wie er eben beim Oleander typisch vorkommt, und somit müssen wir, wie ich glaube, die Sache so auffassen, dass mit Ausnahme des Blattes in Fig. 5 in den entsprechenden Wirteln je statt drei, vier Blätter zur Anlage kamen, von denen dann zwei, den Raumverhältnissen des Wirtels entsprechend, mehr oder weniger einander genähert auftraten und dann während der weiteren Entwickelung, sich in grösserem oder geringerem Maasse miteinander vereinigend, zu Doppelblättern verschiedener Ausbildung wurden. Denn dass das Blatt in Fig. 1 ein wirkliches Doppelblatt ist, unterliegt wohl keinem Zweifel, von diesem aber unterscheiden sich die Blätter in Fig. 2, 3 und 4, sowohl in ihrer äusseren Ausbildung als noch mehr in Bezug auf den Mittelnerv nur graduell. Die erste Anlage dieser Blätter muss man sich so vorstellen, dass an Stelle eines Blattes zwei Blatthöcker oder Blattprimordien[2]) auftreten, in denen dann die zum Mittelnerv

1) Ausserdem besitze ich noch zwei Doppelblätter, die am Anfange von Seitentrieben Glieder des ersten zweigliedrigen Wirtels bildeten.

2) Wie Goebel sagt (Schenk, Handb. d. Bot., III, 1. Hälfte, 2. Abschnitt, p. 215), bezeichnet man den Anfangszustand eines Blattes mit Eichler (Zur Entwickelung des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen, 1861, p. 7) als „Primordialblatt", doch da Goebel für die an einem Sprosse zuerst auftretenden Blätter denselben Ausdruck verwendet (l. c. p. 124), so ist es richtiger, den Anfangszustand eines Blattes, der ja noch kein Blatt, sondern bloss ein Zellhöcker ist, als Blatt-Primordium zu bezeichnen. In diesem Sinne hat

werdenden Zellstränge je gesondert angelegt werden, was, wie bekannt, schon sehr früh zu geschehen pflegt und so vor sich geht, dass die für ein Blatt bestimmten Gefässbündel gewöhnlich im Grunde des Primordiums sich zuerst ausbilden und von dort einerseits, während der Ausbildung des Primordiums zum Blatt zu dessen Nervatur sich entwickeln, andererseits sich im Stamm als Blattspuren dem Fibrovasalkörper des Stammes anschliessen.

In der weiteren Entwickelung entstehen dann je nach der ursprünglichen, gegenseitigen Entfernung der beiden Primordien oder je nach der Umfangszunahme des entsprechenden Stengeltheiles während der Blattausbildung mehr oder weniger stark miteinander vereinigte Doppelblätter.

Bei dem in Fig. 5 abgebildeten Blatte dagegen bin ich geneigt nur ein Blattprimordium anzunehmen, dementsprechend auch nur ein Mittelnerv angelegt wurde, der aber später, nachdem das Blattprimordium sich an seiner Spitze gabelig theilte, gleichfalls an seinem oberen Ende zwei gleichstarke Seitenzweige ausbildete, während er im unteren Theile einfach blieb. Die Theilung des Primordiums wäre also erst nach Anlage seines Gefässbündels eingetreten.

Wir haben also hier, wie ich glaube, doppel- und zweispitzige (oder getheilte) Blätter zu unterscheiden. Wie aber aus dem Mitgetheilten ersichtlich, ist diese Unterscheidung äusserlich nicht immer möglich, doch glaube ich gezeigt zu haben, dass in dieser Hinsicht die mikroskopische Betrachtung des Blattstiel-Querschnittes Aufschluss zu bieten im Stande ist.

Da nun die hier abgehandelten Doppelblätter — wie schon erwähnt — Theile dreigliedriger Quirle waren, so könnte man dieselben als Versuche oder Anfänge zur Bildung viergliedriger Quirle ansehen, und dementsprechend müsste man beim Oleander auch viergliedrige Blattquirle finden. In der That beobachtete und sammelte ich beim Oleander einige Male Zweige mit rein viergliedrigen Blattquirlen, die nach dem Abblühen natürlich auch vier Seitenzweige trieben an denen aber der erste Quirl — wie es beim Oleander in der Regel

später auch Eichler diesen Ausdruck gebraucht, so in Blüthendiagramme I, p. 5 und in Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., 1886, p. 39. Für die Erstlingsblätter kann dann der Ausdruck „Primordial"-Blätter bleiben, oder sie können mit Pax (Allg. Morphol. d. Pflanzen, p. 106) richtiger als „Primär"-Blätter bezeichnet werden, welchen Ausdruck übrigens auch Goebel (l. c. p. 252) nachträglich verwendet.

der Fall ist — zweigliedrig, der zweite und dritte dreigliedrig; die weiteren Quirle sind an dem mir vorliegenden, getrockneten Zweige nicht entwickelt.

Von den vier Seitentrieben war einer am stärksten, die übrigen nacheinander immer etwas schwächer, ihrer succedanen Entstehung entsprechend, welche wieder von derselben Entstehung ihrer respectiven Stützblätter bedingt wird, da, wie bekannt, beim Oleander die Blätter eines Quirls succedan auftreten, was ja auch an der verschiedenen Grösse der jungen Blätter deutlich zu erkennen ist.

Ich versuchte zweimal derartige viergliedrige Oleanderzweige zu bewurzeln und selbstständig weiter zu cultiviren, um eventuell Oleanderstöcke mit rein viergliedrigen Blattwirteln zu erhalten, bisher jedoch ohne Erfolg, da die betreffenden Stecklinge vorzeitig zu Grunde gingen. Bemerkenswerth ist aber, dass dabei der vierte, schwächste Seitentrieb gleich Anfangs in seiner Entwickelung zurückblieb.

Wenn nun die Doppelblätter als Versuche zur Bildung viergliedriger Blattquirle anzusehen sind, so sollte man meinen, dass dieselben eher an kräftigen Zweigen anzutreffen wären, wo eher Raum zur Bildung viergliedriger Blattquirle vorhanden sei als an schwächeren. Doch ist dem nicht so, denn die hier besprochenen Doppelblätter stammen von nicht eben starken Zweigen, während ich an sehr starken und dicken Zweigen bis jetzt umsonst nach Doppelblättern und viergliedrigen Quirlen suchte. Ueber die näheren Umstände der Entstehung der hier besprochenen Doppelblätter kann ich daher nichts Bestimmtes mittheilen, doch werde ich, nach dem bei anderen Pflanzen diesbezüglich Mitzutheilenden, noch darauf zurückkommen.

Schliesslich will ich noch einen Oleanderzweig mit abweichender Blattstellung beschreiben. Derselbe war ein mittelkräftiger Wurzelschössling, der an seiner Spitze die Reste der abgeblühten Inflorescenz trägt. Das mir vorliegende Endstück hat eine Länge von 40 cm; an seinem unteren Ende fehlen die Blätter, doch sind die Blattnarben deutlich zu erkennen. Dieselben zeigen folgende Stellungen: Das untere Ende des mir vorliegenden Zweiges war auf eine Länge von 3 cm blattlos, dann standen zuerst zwei Blätter eben opponirt, nachher folgten fünf normale, dreigliedrige Blattquirle und darauf wieder zwei Blätter in gleicher Höhe stehend, jedoch

nach der einen Seite hin in $^1/_3$, nach der anderen in $^2/_3$ des Stammumfanges von einander entfernt; die nun folgenden Blätter zeigen auf einer Strecke von 20 cm eine unregelmässig-spiralige Stellung nach $^3/_8$, jedoch so, dass an fünf Stellen zwei Blätter in gleicher Höhe, einerseits in $^1/_3$, andererseits in $^2/_3$ Entfernung von einander stehen. Zu oberst endet der Zweig mit zwei normalen, dreiblättrigen Wirteln, von denen der obere auch drei normale Seitenzweige trägt. Die Gesammtzahl der spiralig gestellten Blätter beträgt 30 und da diese Zahl durch drei ohne Rest theilbar ist, lassen sich diese Blätter in zehn normale, dreigliedrige Quirle eintheilen.

Nach der jetzt herrschenden Auffassung ist die spiralige Anordnung der Blätter jedenfalls phytogenetisch primär[1]), und so hätten wir es bei dem besprochenen Oleanderschössling mit einem Rückschlag, mit einer atavistischen Erscheinung zu thun und dies um so mehr, als bei vielen Pflanzen auch in Bezug auf die Blattgestalt, an Nachtrieben, Stock- und Wurzelsprossen atavistische Formen auftreten, wie dies aus den bekannten Arbeiten von Krašan, Ettingshausen, Krasser und Anderen hervorgeht.

Weigelia rosea Lindl. (1846).

(*Diervillia florida Sieb. et Zucc.* 1835.)

An diesem in den Gartenanlagen so häufigen Strauche sammelte ich eine grössere Anzahl von Doppelblättern, die einen verschiedenen Grad der Vereinigung der Blattspreiten und der in jedem Falle deutlich sichtbaren beiden Mittelnerven zeigten. Von dem Falle, wo die Spreiten in $^4/_5$ der ganzen Blattlänge und die Mittelnerven in $^1/_3$ miteinander vereinigt sind, giebt es Uebergänge bis zu solchen Doppelblättern, deren Spreiten nur in einem Fünftel miteinander zusammenhängen und deren Mittelnerven bis in den kurzen Blattstiel getrennt verlaufen (Taf. XIII, Fig. 6, d, 7, d, d' und 8). Die beiden vereinigten Blätter erscheinen dabei meist gleich gross, nur in einem Falle, und zwar in dem, wo die Vereinigung der beiden Blätter am wenigsten weitgehend war, ist das eine Blatt deutlich kleiner, so dass es fast wie ein seitliches Anhängel des anderen Blattes erscheint (Fig. 8).

1) Pax, Morphologie der Pflanzen, p. 67.

Dass wir es aber hier auch mit Doppelblättern zu thun haben, ergiebt sich nicht nur aus dem ganzen Aussehen derselben, sondern wieder auch aus dem mikroskopischen Bilde des Blattquerschnittes, sowie aus der Stellung dieser Blätter am Spross.

Im Stielquerschnitt sind aber die Verhältnisse hier etwas anders als beim Oleander, d. h. etwas complicirter, und daher nicht so klar. Die von unten nach oben nacheinander folgenden Stielquerschnitte eines gewöhnlichen Blattes zeigen in der Regel folgende Vertheilung und Ausbildung der Gefässbündel. Die Blätter der Weigelia sind bekanntlich dreispurig, die untersten Querschnitte des Blattstieles zeigen daher drei Gefässbündel, die mehr-weniger von einander entfernt sind und von denen das mittlere kleiner ist als die seitlichen, die meist gleich stark sind. Ausnahmsweise kommt es vor, dass eines der seitlichen Gefässbündel in zwei gleiche Hälften getheilt ist. — Im weiteren Verlauf rücken diese drei Gefässbündel immer näher zu einander, bis sie sich zu einem halbmondförmigen Gefässbündel, dem Mittelnerv, vereinigen, in dem selbst noch in der Blattspreite die Entstehung aus drei Theilen zu erkennen ist. Während des Zusammenrückens der ursprünglichen drei Gefässbündel geben die seitlichen je 1—2 schwache Seitennerven ab, die aber meist am selben Querschnitt beiderseits nicht zugleich und nicht in gleicher Anzahl auftreten, was wohl damit zusammenhängt, dass die beiden Hälften eines Blattes, je nach der Stellung und aus anderen Ursachen, nicht immer ganz gleich ausgebildet sind. Auf diese letzteren Bündel werde ich im Folgenden nicht weiter reflectiren, da deren Verhalten hier nicht von Bedeutung ist.

Uebergehend auf die entsprechenden Verhältnisse der Doppelblätter, will ich hier nur drei verschieden ausgebildete Doppelblätter behandeln und dabei von dem in Fig. 8 abgebildeten Blatte ausgehen, bei dem die Doppelblatt-Natur auch schon äusserlich auffallend und überzeugend in die Erscheinung tritt. Der Stielquerschnitt dieses Blattes ist, entsprechend der ungleichen Grösse der beiden vereinigten Blätter, asymmetrisch ausgebildet (Taf. XIII, Fig. 8a) und enthält Anfangs fünf Gefässbündel, von denen das mittlere am stärksten ist und eine Andeutung zur Sonderung in zwei Theile deutlich erkennen lässt; die seitlichen Bündel sind an der dem kleineren Blatte entsprechenden Seite etwas schwächer als die beiden andern. Das mittlere Gefässbündel als doppelt aufgefasst

— wozu man in Folge seiner Mächtigkeit und der Sonderung in zwei Theile berechtigt ist — erhalten wir sechs Gefässbündel, also doppelt so viel, als in einem gewöhnlichen Blatte vorkommen und als in diesem Falle das am selben Stengelknoten mit dem Doppelblatte gestandene einfache Blatt auch zeigte.

Das zweite Blatt (Taf. XIII, Fig. 6, d) zeigt im Stiel anfangs fünf Gefässbündel, die ungefähr gleich stark sind und wobei das mittlere eine Sonderung in zwei Theile kaum erkennen lässt. Im weiteren Verlaufe jedoch tritt diese Sonderung wirklich ein (Fig. 9), während zugleich die so entstehenden Hälften sich mit den beiderseits je zwei Gefässbündeln vereinigen, wodurch sich zwei, den beiden Mittelnerven entsprechende Gefässbündel bilden.

Das dritte Doppelblatt (Fig. 7, d') zeigt im Allgemeinen dieselben Verhältnisse wie das vorige, nur ist von den fünf Gefässbündeln das mittlere hier auffallend kleiner als die übrigen vier, die untereinander ungefähr gleich sind (Fig. 10). Und geht man hier auf den Stengelknoten zurück, so sieht man, dass Anfangs nur vier Blattspuren vorhanden sind (Fig. 11, d) und dass das fünfte Bündel erst im Stiel auftritt (Fig. 10). Dasselbe bleibt auch im weiteren Verlaufe ungetheilt und schliesst sich später den Bündeln der stärkeren Blattseite an. Dass hier nur vier Blattspuren auftreten und erst im Stiel ein fünftes Bündel dazu kommt, will ich hier besonders hervorheben, da ich darauf später noch zurückkomme. Das hier als mittleres bezeichnete Gefässbündel entspricht natürlich zwei — einem rechten und einem linken — seitlichen Bündeln der zwei sich vereinigenden Blätter und kann sich natürlich, je nach dem Grade der Vereinigung, nicht in dem Maasse ausbilden, wie ihm als Doppelbündel entsprechen würde, da es gerade in die Vereinigungslinie beider Blätter fällt. Da nun im Stiel fünf Bündel auftreten, mussten auch im Grunde der beiden Blattprimordien so viel Bündel sich ursprünglich gebildet haben, nur dass die Raumverhältnisse im Stamme wahrscheinlich nicht derartige waren, dass auch das fünfte, mittlere Bündel seinen Anschluss an den Gefässbündelkörper des Stammes hätte finden können.

Nach dem Mitgetheilten, glaube ich, kann man die besprochenen Blätter gleichfalls als Doppelblätter betrachten und sich ihre Entstehung so denken wie beim Oleander. Dafür spricht auch die Stellung dieser Blätter am Spross. Ich fand dieselben immer an

solchen Sträuchern, die jährlich stark gestutzt wurden und an denen, wohl in Folge dessen, öfters auch fasciirte Stengel auftreten, die meist auch mehrere Doppelblätter trugen. Es ist ja bekannt, dass Fasciation besonders häufig an Stockausschlägen und Wasserreisern zu beobachten ist[1]), und werde ich später noch einige derartige Fälle anführen. — Ausserdem fand ich jedoch bei Weigelia auch an scheinbar normalen, d. h. nicht fasciirten Stengeln Doppelblätter, und will ich nun überhaupt einige Fälle über deren Auftreten mittheilen.

Ein mir vorliegender, scheinbar normal ausgebildeter Zweig (Fig. 6) zeigte Folgendes: Zu unterst stehen zwei Blätter (dieselben sind in der Abbildung nicht wiedergegeben) opponirt — rechts und links —, von denen das linke im unteren Drittel eine bis über die Mitte der Spreite reichende Einbuchtung zeigt, die nicht durch Verletzung entstand. Darauf folgten in decussirter Stellung — also vorn und hinten — zwei Blätter, deren Spreiten asymmetrisch ausgebildet waren (Fig. 6, a u. b), indem bei dem einen die rechte, bei dem andern die linke Spreitenhälfte im unteren Drittel nicht entwickelt war. Weiter oben folgte nun rechts ein einzelnes normales Blatt und demselben links ein schön ausgebildetes Doppelblatt (Fig. 6, d), dessen Mittelnerven bis fast in den Blattgrund getrennt verlaufen. Die folgenden fünf Blätter stehen einzeln und alternirend, wobei am fünften, noch kleinen Blatte die eine Spreitenhälfte nur in der oberen Hälfte schwach ausgebildet ist. Das Ende des Zweiges nehmen zwei gleich grosse, noch unentwickelte, opponirte Blätter ein. Wir sehen nun, dass an diesem Zweige sowohl die Blattausbildung als die Blattstellung theilweise gestört ist und dass letzterer Umstand auch zur Bildung des Doppelblattes geführt haben mag. Denken wir uns nämlich die eine Hälfte des Doppelblattes nach unten zu dem einzelstehenden Blatte gerückt, wohin sie der normalen Blattstellung entsprechend auch eigentlich gehört, so können dann die übrigen sechs einzeln stehenden Blätter in drei normale, decussirte Blattpaare eingetheilt werden, und die normale Blattstellung ist wieder erreicht. Das Doppelblatt ist also auch der Blattstellung entsprechend ein aus der Vereinigung zweier Blätter entstandenes Gebilde und kam somit in Folge der Störung der Blattstellung zu Stande. Nach dem Gesagten kann aber diese Störung, gleich wie

1) Siehe: Goebel in Schenk, Handb. d. Bot., III, 1, p. 124.

bei der Fasciation, als Folge des Stutzens angesehen werden. Denn, wie schon Goebel (an oben cit. Orte) sagt: „muss als eine Ursache von Missbildungen auch die gesteigerte Energie betrachtet werden, mit welcher die Stoffzufuhr plastischer Substanzen in einem Vegetationspunkt erfolgt. Dies gilt z. B. für viele Fasciationen. Fasciirte Stengel sehen wir besonders häufig auftreten bei Stockausschlägen und Wasserreisern, in Fällen also, wo bis dahin ruhenden Sprossanlagen nun plötzlich eine grosse Menge plastischer Substanz zugeführt wird."

Bei Weigelia sahen wir nun, dass auf nach dem Stutzen austreibenden Sprossen gestörte Blattstellung und in Folge dessen Bildung von Doppelblättern eintritt; beim Oleander aber sahen wir gleichfalls, dass an einem Wurzelschössling die Blattstellung auf einer längeren Strecke gestört war. Ich werde im Folgenden noch öfter Gelegenheit haben darauf hinzuweisen, dass äussere Eingriffe als Ursache zur Entstehung von abweichenden Bildungen angesehen werden müssen.

Ein anderer, im August (1891) gesammelter Zweig zeigte wieder folgende Verhältnisse: Nach zwei decussirten Blattpaaren — wobei im oberen das eine Blatt viel kleiner und ganz abnorm war — stand oberhalb und links ein einzelnes Blatt, auf welches zwei den Ast abschliessende, opponirte Blätter folgten, von denen das eine, und zwar das rechts stehende, ein schön ausgebildetes Doppelblatt war, das somit schon durch seine Stellung seine Natur verrieth, denn der eine Theil desselben gehörte jedenfalls zu dem darunter links alleinstehenden Blatte. Zwischen diesem und dem Doppelblatte ist das Zweigstück etwas gedreht und zeigt eine längsverlaufende Narbe, was wohl darauf schliessen lässt, dass hier irgend eine äussere Einwirkung im Spiele war und diese auch die gestörte Blattstellung und die Entstehung des Doppelblattes bewirkte.

Noch ein anderer Weigelia-Zweig trägt fünf decussirte Blattpaare, wobei am zweiten und vierten Knoten neben einem normalen Blatte je ein deutlich ausgebildetes Doppelblatt steht (Fig. 7, d' u. d). Die beiden Doppelblätter sind gleich orientirt, was wohl mit der Lage des Zweiges am Strauch im Zusammenhange stehen mag, doch habe ich leider beim Abschneiden des Zweiges darauf nicht geachtet. Da nun hier die Doppelblätter bei ungestörter Blattstellung auftreten, müssen dieselben — ähnlich wie beim Oleander — als

Andeutung zur Bildung von dreiblättrigen Quirlen aufgefasst werden. Und dementsprechend findet man auch bei Weigelia, und zwar an Stocksprossen nicht selten dreiblättrige Quirle.

Ausserdem erwähne ich noch zwei schwach fasciirte Stengel von Weigelia, an denen je drei Doppelblätter zu finden sind, die theils als Folgen gestörter Blattstellung, theils als Uebergänge von zweiblättrigen zu dreiblättrigen Quirlen oder umgekehrt aufzufassen sind. Der eine der fasciirten Stengel, den ich im Herbste sammelte, zeigte zugleich, dass in den Achseln der Doppelblätter je zwei Knospen auftraten, die an den anderen, im Frühjahr gesammelten, noch krautigen Zweigen noch nicht deutlich ausgebildet waren.

Neuestens hat derartige Bildungsabweichungen, wie ich sie hier besprochen, auch W. Jännicke an Weigelia beobachtet und beschrieben[1]), dabei spricht Jännicke aber von gespaltenen Blättern, womit er die von mir als Doppelblätter bezeichneten Gebilde meint und von denen er schliesslich sagt, dass dieselben „nicht im eigentlichen Sinne als „gespalten“ aus einer Blattanlage, sondern als verwachsen aus zwei Anlagen aufzufassen sind.“ Den Blattstielquerschnitt hat Jännicke jedoch nicht untersucht.

Lonicera fragrantissima Carr.[2]).

Dieser Strauch findet sich in den Gartenanlagen Budapests jetzt sehr häufig, und beobachtete ich schon seit mehreren Jahren an mehreren solchen Exemplaren, die jährlich bis fast zum Erdboden gestutzt wurden und auch einen schattigen Standort hatten, eine so grosse Zahl von Doppelblättern, dass ich sie dutzendweise hätte sammeln können. Von der grossen Anzahl der mir vorliegenden und meist noch am Zweige befindlichen Doppelblätter will ich nun einige in entsprechender Auswahl hier abhandeln. Die betreffenden Blätter zeigen einen verschiedenen Grad der Vereinigung; von solchen, deren Spreite am oberen Ende zwei unbedeutende Spitzen zeigte (Fig. 21, a), von denen zwei gleich starke Nerven nur durch $1/3$ des Blattes getrennt verlaufen, bis zu solchen, deren Spreiten

1) Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., 1891, Heft 8 (vom 26. Nov.) p. 266.

2) Dippel, Laubholzkunde I, p. 226.

ganz gesondert sind und die nur im kurzen Blattstiel vereinigt sind, giebt es stufenweise Uebergänge (Taf. XIV, Fig. 21, b—i). Die vereinigten Blätter sind dabei in der Regel von ohngefähr gleicher Grösse.

Die Blätter von Lonicera[1]) sind, so wie die von Weigelia, dreispurig und dementsprechend findet man im unteren Theile des Blattstieles meist drei Gefässbündel, von denen das mittlere etwas grösser ist. Diese Gefässbündel vereinigen sich später auch hier zu einem schwach halbmondförmigen Fibrovasalkörper, von dem aber im Blattstiel meist keine schwachen Seitennerven abzweigen. Die Vereinigung der Blattspuren erfolgt hier, wie es scheint, gewöhnlich sehr früh, so dass man oft schon im untersten Theile des Blattstieles nur einen Fibrovasalkörper findet, der höchstens eine Andeutung seiner Entstehung aus drei Theilen zeigt.

Die Doppelblätter verhalten sich hier nicht ganz gleich: solche, deren Spreiten nur wenig zusammenhängen und deren Mittelnerven dabei bis oder bis fast in den Blattgrund getrennt verlaufen, zeigen anfangs im Stielquerschnitt sechs Gefässbündel (Fig. 13), von denen später drei einerseits und drei andererseits sich je zu einem schwach halbmondförigen, je dem Mittelnerv entsprechenden Gefässbündel vereinigen. — In anderen Fällen sind anfangs wohl auch sechs Gefässbündel im Blattstiel vorhanden, von denen sind aber die zwei mittleren etwas schwächer und einander genähert (Fig. 14). Dieselben vereinigen sich im weiteren Verlaufe zu einem Bündel, so dass nun fünf Gefässbündel vorhanden sind (Fig. 15), die sich nun wieder zu einem unregelmässig-halbmondförmigen, ohngefähr in der Mitte etwas eingebogenen Fibrovasalkörper verschmelzen (Fig. 16), um sich erst kurz vor Eintritt in die Spreite in zwei Theile, die beiden Mittelnerven, zu sondern (Fig. 17).

Bei innigerer Vereinigung der beiden Blätter sind anfangs überhaupt nur fünf Gefässbündel im Blattstiel vorhanden und treten auch aus dem Stamm nur so viel in den Blattstiel ein, dabei kann das mittlere auffallend kleiner sein (Fig. 18). Hier vereinigen sich nun später alle fünf Gefässbündel zu einem halbmondförmigen, in der Mitte etwas eingebogenen Fibrovasalkörper, der sich oft erst beim Eintritt in die Spreite in zwei, den beiden Mittelnerven entsprechende

1) Siehe: de Bary in Hofmeister, Physiolog. Bot. III, p. 234.

Theile sondert. Uebrigens verhalten sich selbst äusserlich gleich aussehende Doppelblätter, in Bezug auf die Art der Vereinigung der Gefässbündel im Stiel, nicht ganz gleich; denn während in einem Falle die ursprünglichen Gefässbündel nach ihrer Vereinigung den ganzen Blattstiel hindurch zu einem halbmondförmigen, in der Mitte etwas eingebogenen Bündel vereinigt bleiben, sind in anderen Fällen schon im oberen Theile des Blattstieles zwei getrennte, halbmondförmige Gefässbündel zu finden.

Sind die vereinigten Blätter von ungleicher Grösse, so können von den ursprünglichen fünf Gefässbündeln sich einerseits drei zum Mittelnerv des grösseren Blattes vereinigen, während die anderen zwei für das kleinere Blatt bleiben, ohne dass, wie sonst, erst alle Bündel sich zu einem bogigen Körper vereinigen würden.

Wie wir gesehen, haben wir es also auch hier mit Doppelblättern zu thun. Und wenngleich nicht in jedem Falle im Blattstiel ursprünglich sechs Gefässbündel anzutreffen sind, so ist das leicht verständlich, da das nicht nur von dem Grade der Vereinigung der beiden Blätter abhängt, sondern wohl auch von den Raumverhältnissen am Stengelknoten, da scheinbar gleiche Doppelblätter einmal sechs ursprüngliche Gefässbündel aufweisen, ein andermal aber nur fünf. Im letzteren Falle kann wohl aus demselben Grunde das mittlere Gefässbündel sich nicht stets so kräftig ausbilden, wie es seiner Natur als Doppelbündel entsprechen würde, da es eben in die Vereinigungslinie der beiden Blätter fällt.

Erwähnen will ich noch, dass in den Achseln der besprochenen Doppelblätter meist zwei Knospen deutlich ausgebildet sind. — Ausnahmsweise kommt es vor, dass die Blätter der Lon. fragrantissima nahe zur Spitze doch seitlich einen Lappen zeigen, wodurch sie den Eindruck unregelmässig entwickelter Doppelblätter hervorrufen, doch zeigte deren Stiel nur die Verhältnisse der gewöhnlichen Blätter und somit hat man es in diesem Falle wirklich mit gelappten Blättern zu thun.

Wie schon erwähnt, sammelte ich die Doppelblätter an solchen Sträuchern, die jährlich stark gestutzt wurden; doch zeigten die Zweige sonst ein normales Aussehen und waren an denselben scheinbar auch keine Störungen der Blattstellung zu finden. Meistens waren jedoch die Zweige ruthenförmig und stark gebogen, so dass ihre Spitze meist den Erdboden berührte.

Das Auftreten der Doppelblätter am Zweig ist ziemlich mannigfaltig: so kann in einem zweigliedrigen Wirtel — also bei opponirter Blattstellung — das eine Blatt ein Doppelblatt sein und das wäre somit eine Andeutung zur Bildung dreiblättriger Quirle, wie solche in der That bei Lonic. fragrantissima recht häufig zu finden sind und zwar selbst ohne Doppelblätter. So zeigt ein mir vorliegender, 70 cm langer Zweig zu unterst zwei decussirte Blattpaare, denen unmittelbar neun deutlich und normal ausgebildete dreiblättrige Quirle folgen, auf welche wieder decussirte Blattstellung folgt. Ja ein anderer Zweig trägt durchaus dreiblättrige Quirle und selbst die Niederblätter (Knospenschuppen) waren so angeordnet.

Es kann weiter in einem dreigliedrigen Wirtel das eine Blatt ein Doppelblatt sein und bei opponirter Blattstellung können beide Blätter doppelt sein. Beides wäre eine Andeutung zur Bildung vierblättriger Quirle und solche findet man hier auch. So habe ich ein 70 cm langes, im Herbst gesammeltes Zweigstück, an dem 13 normale, vierblättrige Quirle zu sehen sind. Am 14. Knoten sind die Stiele zweier Blätter etwas verwachsen, am 15. Knoten sind die Stiele je zweier Blätter vereinigt. Am 16. Knoten sind zwei Blätter ganz frei, zwei auch mit den Spreiten bis zur Hälfte verwachsen; am 17. Knoten sind je zwei und zwei Blätter mit den Spreiten verwachsen; am 18. letzten Knoten, womit der Zweig naturgemäss abschliesst, sind wieder vier getrennte Blätter.

Oft erscheinen die Doppelblätter nur einzeln und ist ihr Auftreten nicht immer von der Bildung höher-gradiger Quirle begleitet. Und selbst wo es der Fall ist, geschieht es meist nicht unmittelbar. Hier einige Beispiele.

Ein Zweig mit decussirter Blattstellung zeigt z. B. an einem Knoten zwei Blätter, wovon eins ein Doppelblatt ist; von da ausgehend stehen am nächsten Knoten decussirt zwei einfache Blätter; am nachfolgenden Knoten aber stehen drei normale Blätter, die nun für eine Strecke oder für den ganzen Zweig die dreiblättrigen Quirle beginnen. Dieses Spiel kann sich aber wiederholen, so dass auf eine längere Strecke von den zwei Blättern jedes zweiten Knotens das eine ein Doppelblatt ist, bis es schliesslich zur Bildung dreiblättriger Quirle kommt oder auch nicht. Die so nacheinander auftretenden Doppelblätter sind dabei stets gleich orientirt, stehen also übereinander und zeigen gewöhnlich nach oben zu einen ge-

ringeren Grad der Vereinigung, also eine fortschreitende Tendenz zur Trennung.

Ein anderer Zweig mit anfangs decussirter Blattstellung zeigt am vierten Knoten zwei Blätter, wovon eins ein Doppelblatt, und darauf folgen bis ans Ende des Zweiges sechs normale, vierblättrige Quirle.

Noch andere Zweige tragen nach vorangehender decussirter Blattstellung an einem Knoten zwei Doppelblätter und darauf folgen vierblättrige Quirle.

Wieder ein anderer Zweig zeigt bei sechs nacheinander folgenden Knoten mit decussirter Blattstellung an jedem zweiten je zwei Doppelblätter; der siebente Knoten trägt zwei normale, opponirte, der achte Knoten aber drei Blätter, wovon eins ein Doppelblatt mit bis zur Hälfte getrennten Spreiten ist.

Ein anderer, mit dem vorigen gleich beginnender Zweig, der also am sechsten Knoten zwei Doppelblätter trägt, hat am siebenten Knoten drei einfache, quirlig gestellte Blätter; am achten Knoten sind auch drei quirlig stehende Blätter, davon ist aber eins ein Doppelblatt; die nachfolgenden Knoten zeigen je drei gewöhnliche quirlige Blätter. — Das Auftreten und die Ausbildung der Doppelblätter ist übrigens so mannigfaltig, dass man, um alle Fälle anführen zu können, fast jeden Zweig beschreiben müsste. Einigen Begriff giebt davon der treu nach der Natur abgebildete Zweig in Fig. 21 (Taf. XIV).

In zwei Fällen fand ich Doppelblätter als Endblätter von Zweigen, wobei in einem Falle die Endknospe unterdrückt war und in Folge dessen die Achselknospen der unterhalb opponirt stehenden beiden Blätter im Austreiben begriffen waren; in anderem Falle war die Endknospe zur Seite gedrängt.

Lonicera tatarica L.

Obgleich dieser Strauch in den Gartenanlagen unter denselben Verhältnissen vorkommt wie der vorige und auch häufig stark gestutzt wird, so konnte ich an demselben dennoch nur einmal ein Doppelblatt finden, obzwar ich eifrig danach suchte. Unter den Wasserreisern und Stocksprossen fand ich viele mit durchaus drei-

blättrigen Quirlen und selbst einige schwach fasciirte und gedrehte mit stellenweise ganz regelloser Blattstellung; doch Doppelblätter traten ausser dem einen Falle nicht auf, während sie doch bei der vorigen Lonicera so überaus häufig sind. Es scheint somit, dass auch bei gleichen Verhältnissen selbst nahe verwandte Pflanzen nicht dieselbe Neigung zur Bildung von Doppelblättern haben. — Das eine Doppelblatt fand ich an einem Wassertrieb, der Neigung zur Fasciation zeigte; an demselben folgte nach mehreren viergliedrigen Blattquirlen eine Stelle, wo der Stengel sich eben in einen viergliedrigen Blattquirl verzweigte und zwar derart, dass zwei Blätter in dem Winkel, den die beiden Zweige miteinander bildeten, zu stehen kamen. Diese Blätter waren mit ihren Oberseiten einander zugekehrt und mit ihren Stielen ganz, entlang ihren Mittelnerven aber auf eine kleine Strecke verwachsen; ihre Spreiten dagegen waren schwach zweispitzig. Der eine der beiden Zweige trug weiter oben dreigliedrige Blattquirle, während der andere am ersten Knoten ein einzelnes Blatt trug, das ein unregelmässig ausgebildetes Doppelblatt war. Die beiden Spreiten waren bis fast zur Hälfte getrennt, doch war die eine schmäler und kleiner, während die andere stärker ausgebildet schwach zweispitzig war. Der Stiel dieses Blattes hatte fünf Gefässbündel, wie es auch bei den Doppelblättern von Lonic. fragrantissima und bei denen von Weigelia meist vorkommt.

Syringa vulgaris L.

Obgleich Syringa öfters als Heckenstrauch angepflanzt und in Folge dessen auch stark gestutzt wird, konnte ich bei demselben Doppelblätter dennoch nicht so häufig beobachten, als nach dem bei Lonicera Mitgetheilten zu erwarten stand. Nichtsdestoweniger besitze ich von Syringa mehrere verschieden ausgebildete Doppelblätter und andere auffallend abweichende Blätter, die ich alle einem meiner gewesenen Hörer — Herrn Ladislaus Bém — verdanke.

Die meisten Doppelblätter zeigten zwei gleich starke, bis in den Blattstiel getrennt verlaufende Mittelnerven und dabei bis zu ein Drittel oder bis über die Hälfte getrennte Spreiten und verriethen schon in ihrem Aeusseren, dass sie wirkliche Doppelblätter

sind (Taf. XIV, Fig. 22, d, d'). Daneben sind auch solche Blätter, die an ihrer Spitze zwei verschieden grosse, meist spitze, nahe zu einander stehende Lappen zeigen, in denen zwei ziemlich gleich starke Mittelnerven verlaufen, die sich ungefähr in der Mitte der Spreitenlänge vereinigen (Taf. XIV, Fig. 23). Oder der Mittelnerv des einen Lappens ist stärker und erweist sich als Fortsetzung des ursprünglichen einen Mittelnervs, während der des anderen Lappens nur ein etwas stärker entwickelter Seitennerv ist. — Noch andere, dem vorigen ähnliche Blätter, deren Spreite bis $^3/_8$ in zwei spitze, gleich grosse Lappen getheilt ist, zeigen einen Mittelnerv, der bis in den Einschnitt zwischen den zwei Lappen verläuft, während von diesem Mittelnerv in verschiedener Höhe Seitennerven abzweigen, die in der Spitze je eines Lappens enden (Taf. XIV, Fig. 24). In diesen letzteren Fällen wäre es nach dem Aeusseren schwer zu entscheiden, wie diese Blätter aufzufassen sind, als doppelte oder als getheilte, d. h. zweispitzige Blätter. Der Querschnitt des Blattstieles wird uns darüber Aufklärung geben.

Gewöhnliche Blätter enthalten im unteren Ende des Stieles ein halbmondförmiges Gefässbündel, das unter Absendung von schwachen Seitennerven im weiteren Verlaufe hufeisenförmig wird, wobei die beiden Enden sich unter scharfem Winkel gegeneinander wenden. Gleiche Verhältnisse finden sich auch bei den zuletzt erwähnten Blättern (Fig. 23, 24). Dieselben sind somit einfache, zweispitzige Blätter. Die anderen enthalten im Blattstiel gleich anfangs zwei getrennte, schwach-halbmondförmige Bündel, die im weiteren Verlauf, jeder für sich, zu einem hufeisenförmigen Bündel werden. Diese Blätter sind somit als Doppelblätter aufzufassen, wofür auch die zwei Knospen in ihrer Achsel sowie ihre Stellung am Spross sprechen. Gewöhnlich treten sie im letzten, den Ast abschliessenden opponirten Blattpaare auf (Fig. 22, d), wobei zugleich die Stellung der vorangehenden Blätter meist gestört oder verändert erscheint. Je einmal fand ich ein Doppelblatt allein stehend am Ende eines Zweiges. — Die veränderte Blattstellung betreffend, stehen z. B. am Ende eines Zweiges zwei ungleich entwickelte Aeste höherer Ordnung. Der schwächere trägt unten drei einzelne, unregelmässig gestellte Blätter und endet mit drei in gleicher Höhe stehenden Blättern; das giebt zusammen sechs Blätter, die drei decussirten Blattpaaren entsprechen. Der stärkere Ast zeigt erst sieben zerstreut

stehende Blätter, in ungefähr $^1/_3$ Stellung und endet mit zwei opponirten Blättern, von denen eins ein Doppelblatt. Die beiden Hälften desselben einzeln gerechnet, giebt zusammen 10 Blätter, die in fünf decussirte Blattpaare eingetheilt werden können.

Ein anderer Zweig zeigt an einem Knoten drei, ziemlich in gleicher Höhe, also wirtelig stehende Blätter; der nächste Knoten trägt zwei opponirte Blätter, davon ist eins ein Doppelblatt; zu oberst stehen wieder zwei, mit den vorigen decussirte Blätter. Wir haben also im Ganzen acht Blätter — davon zwei zu einem Doppelblatt vereinigt — und das giebt vier decussirte Blattpaare; zugleich sieht man, dass das Doppelblatt den Uebergang vermittelt, vom dreigliedrigen Wirtel zur normalen Stellung.

Ich besitze von Syringa auch Zweige mit durchaus zerstreut stehenden Blättern; von denen die drei untersten nach $^1/_3$, die übrigen fünf nach $^1/_2$ angeordnet sind oder die Blätter sind durchaus nach $^1/_2$ gestellt, oder lassen überhaupt keine bestimmte Anordnung erkennen. — Andere Zweige zeigten wieder durchaus dreiblättrige Wirtel, wobei auch Doppelblätter auftreten können. So zeigt der in Fig. 22 (Taf. XIV) abgebildete Zweig zu unterst zwei Blätter, deren Stiele zur Hälfte verwachsen sind und das rechte Blatt ein Doppelblatt ist; dann folgt ein normaler dreiblättriger Wirtel und zu oberst zwei opponirte Blätter, von denen das linke ein Doppelblatt ist, das macht neun Blätter, die drei dreiblättrige Wirtel geben.

Ausser den behandelten Bildungsabweichungen besitze ich von Syringa noch eine Anzahl von Blättern, die verschiedene, höchst eigenthümliche Ausbildungen zeigen und von denen ich einige anführen will.

Schon oben erwähnte ich Blätter, die an ihrer Spitze in zwei Theile getheilt, den Doppelblättern ähnlich sehen, jedoch als einfache, getheilte, zweispitzige Blätter aufzufassen sind. An diese anschliessend kommen nun bei Syringa auch Blätter vor, die mehr-weniger tief in zwei ungleiche und selbst in drei (Taf. XIII, Fig. 19) und mehr Theile getheilt sind. Die Theilung kann dabei bis zum Mittelnerv reichen, und wenn sie beiderseits so weit geht, kann der Mittelnerv stellenweise freiliegen. Dies geschieht auch, wenn sich die Spreite nur einerseits oder stellenweise gar nicht ausbildet. Bei einem abnormal ausgebildeten Blatte ragt an einem Rande der Spreite ein

fadenförmiges Gebilde in der Länge von 15 mm heraus, das sich als Fortsetzung eines am Rande verlaufenden stärkeren Nervs erweist. Bei andern abnormal entwickelten Blättern tritt der Mittelnerv an der Spitze eine Strecke frei hinaus, um dann wieder eine schwach oder einseitig ausgebildete Spreite zu tragen (Taf. XIV, Fig. 25), so dass selbst Bildungen zu Stande kommen, die an die von Eichler[1]) beschriebenen, abnormen Blätter von Michelia Champaca L. erinnern, wobei also zwei Spreiten übereinander stehen. Bei Syringa entpuppten sich einige derartige Blätter als abnorm ausgebildete Doppelblätter (Taf. XIII, Fig. 20), da sie allein am Ende eines Zweiges standen und dann im Blattstiel zwei gesonderte halbmondförmige Gefässbündel zeigten, die entsprechend der verschiedenen Grösse der beiden Blattspreiten auch ungleich waren. Es wäre interessant zu erfahren, ob die von Eichler beschriebenen Blätter nicht auch derartige Bildungen sind.

Weiter beobachtete ich bei Syringa drei Fälle von Ascidien-Bildung an Blättern, in zwei Fällen dadurch entstanden, dass bei Einzelblättern die Ränder des Spreitengrundes miteinander in Verbindung traten, im dritten Falle hervorgegangen aus der Vereinigung zweier am Ende eines Zweiges stehender Blätter. Die beiden Blätter sind von ungleicher Grösse, das kleinere mit einer 40 mm langen Spreite ist an den Rändern bis zur Hälfte mit dem Rande des grösseren, 55 mm langen Blattes verschmolzen, während die gleich langen Stiele durchaus innig vereinigt sind. Das Ganze sieht wie ein gestielter, zweitheiliger Kelch mit ungleichen Lappen aus, die ihre Oberseite einander zukehren und in denen je ein deutlicher Mittelnerv verläuft. Zwei am selben Zweige noch befindliche Blätter standen einzeln, und war bei dem oberen die eine Hälfte der Spreite nur in ihrem oberen Theile schwach ausgebildet.

Schliesslich erwähne ich noch drei Fälle, in denen zwei Blätter in ganz eigener Art miteinander verbunden waren. Dieselben stehen am Ende des Zweiges, und sind ihre Stiele ganz getrennt, die Spreite des einen Blattes ist, abgesehen von schwächeren Einbuchtungen, normal, die Spreite des anderen aber ist im oberen Theile der einen Hälfte nicht ausgebildet, so dass also hier der Mittelnerv den Rand einnimmt, und mit diesem ist dieses Blatt an den Mittelnerv des

1) Eichler, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1886, p. 37.

anderen — in zwei Fällen auf eine kleine, im dritten Falle auf eine grössere Strecke — verwachsen. Die beiden Blätter so gestellt, dass sie nacheinander folgen, kehren im unteren Theile ihre Oberseite nach derselben Seite hin, während der obere verwachsene Theil des vorderen Blattes ungefähr senkrecht auf dem hinteren steht. — Wie diese Bildungen entstanden, ist nicht leicht zu entscheiden; gewiss scheint es jedoch, dass hier keine ursprüngliche, congenitale, sondern eine nachträgliche Vereinigung zweier anfangs getrennt gewesener Blätter vorliegt.

Alle die zuletzt besprochenen abweichenden Bildungen wurden an einem Strauche gesammelt, den ich selbst nicht gesehen habe; nur soviel weiss ich, dass derselbe an einem sehr windigen Orte stand und dass während seines Austreibens ein andauernder, heftiger Wind herrschte; das würde also die Bildung so verschiedener, abweichender Blattformen einigermassen erklären.

Philadelphus coronarius L.

An diesem Strauche sammelte ich auch einige abweichende Blätter, von denen man mehrere geneigt wäre nach ihrem äusseren Aussehen für Doppelblätter zu halten; doch zeigte eine genauere Untersuchung, dass wir es hier nicht mit gleichartigen Bildungen zu thun haben. Ich will daher einige dieser Blätter hier einzeln abhandeln.

Ein Blatt (Taf. XIV, Fig. 26), das am Ende eines Zweiges stand, an dem äusserlich eine Endknospe nicht zu bemerken ist, sieht scheinbar einem Doppelblatte gleich und zeigt folgende Ausbildung: es besteht aus zwei ungefähr gleich langen, doch nicht gleich breiten Spreiten, die etwas mehr als bis zur Hälfte getrennt sind und in denen vom Blattgrunde aus je ein deutlicher Mittelnerv verläuft. Die Länge vom Blattgrunde bis zu den zwei Spitzen beträgt je 100 mm und an der Stelle, wo die beiden Spreiten sich vereinigen, findet sich ein 30 mm langer, einem kleinen Philadelphusblatt ähnlicher Lappen, der sich etwas der schmäleren Spreite zuwendet und ein Theil derselben zu sein scheint, zumal der in demselben verlaufende Mittelnerv vom Mittelnerv der schmäleren Spreite abzuzweigen scheint. Die breitere Spreite ist schwach zweispitzig.

Die unterhalb dieses Blattes stehenden zwei Blätter sind opponirt und normal entwickelt, und in ihre Medianebene fällt die Spreite des endständigen, abweichenden Blattes hinein, das man seiner Stellung nach für ein Doppelblatt zu halten geneigt wäre.

Zur näheren Untersuchung dieses Blattes übergehend, erwähne ich, dass die Blätter von Philadelphus dreispurig sind[1]). Querschnitte aus der Uebergangsstelle des Stengels in den Stiel des hier in Rede stehenden abnormen Blattes zeigen nun, dass hier fast gleichzeitig neun, nicht gleich starke Blattspuren abzweigen (Taf. XIV, Fig. 27), von denen je drei einander etwas genähert sind, die im weiteren Verlauf sich auch erst untereinander vereinigen, um schliesslich zu zwei halbmondförmigen, unregelmässig geschlängelten Fibrovasalkörpern zusammen zu schliessen (Taf. XIV, Fig. 28). Der eine, der grössere, ging aus sechs, der kleinere aus drei ursprünglichen Blattspuren hervor, was auch die Wellung des Fibrovasalkörpers noch andeutet. Das grössere Bündel giebt den Mittelnerv der schmäleren Spreite und den seines scheinbaren Anhanges, d. h. den des kleinen Blättchens, die kleinere Hälfte wird zum Mittelnerv der breiteren, oben zweispitzigen Spreite. Nach dem Gesagten haben wir es also hier sogar mit einem dreifachen Blatte zu thun, wobei zwei grössere und ein kleineres Blatt sich in eigenthümlicher Art congenital, d. h. während ihrer Entwickelung vereinigten. Zugleich sehen wir, dass die Untersuchung der in ein Blatt tretenden Gefässbündel selbst die Vereinigung dreier Blätter nachzuweisen im Stande ist. Erwähnen will ich noch, dass der Stiel dieses Blattes in seinem unteren Theile mit seinen beiden Rändern zusammenhing und eine einseitige kleine Höhlung (Fig. 27, o) bildete, in der Andeutungen einer unterdrückten Endknospe zu finden waren.

Ein anderes Blatt (Fig. 29), das gleichfalls das Ende eines Zweiges einnahm, wäre man geneigt, eben in Folge seiner Stellung, für ein Doppelblatt anzusehen, obwohl seine Ausbildung dies von vornherein durchaus nicht vermuthen lässt. Seine Spreite ist nämlich unregelmässig, da sie im unteren Theile der einen Hälfte nicht ganz ausgebildet ist und hier mit einem grösseren Zahn anfängt, ihre Spitze aber ist schwach dreitheilig oder vielmehr dreizahnig,

1) Siehe: Nägeli, Beiträge z. wiss. Bot. I, p. 113.

wobei die zwei seitlichen Zähne etwas grösser sind als der mittlere. Der Mittelnerv verläuft scheinbar direct in den einen seitlichen Zahn der Blattspitze und sendet in seinem unteren Drittel einen ebenso starken Nervenzweig in die zweite seitliche Spitze, während die mittlere Spitze einen vom letzteren Nerv abbiegenden Zweig erhält.

Querschnitte aus der Uebergangsstelle von Stengel in den Blattstiel zeigen hier sechs Blattspuren (Fig. 30, a), von denen vier gleich stark sind, während zwei nebeneinander stehende sehr schwach ausgebildet sind und erscheint die Oberfläche des Stengels an dieser Stelle verletzt und wohl in Folge dessen gebräunt. Im weiteren Verlaufe verschwinden diese zwei schwachen Gefässbündel (Fig. 30, b) sowie das Gewebe, in dem sie eingebettet waren, während die vier stärkeren sich schliesslich zu einem schwach-halbmondförmigen Bündel vereinigen, das noch seine Entstehung aus vier Theilen verräth und in der Mitte eine Andeutung zweier Hälften aufweist (Fig. 30, c).

Das besprochene Blatt ist also dennoch ein Doppelblatt, und rührt seine eigenthümliche Ausbildung wohl daher, dass von seinen ursprünglichen sechs Blattspuren zwei in Folge von Verletzung des Stengels nicht zur Ausbildung kamen.

Auch hier fand sich am Grunde des Stieles einseitig eine schwach ausgebildete Endknospe (Fig. 30, b +). — Die Stellung dieses Blattes zu den unterhalb befindlichen Blättern war hier dieselbe wie im vorigen Falle.

Das in Fig. 31 abgebildete Blatt ist gleichfalls ein und zwar wieder in anderer Art ausgebildetes Doppelblatt, das zugleich nicht am Ende eines Zweiges, sondern seitlich und einzeln stand.

Ausserdem fand ich bei Philadelphus auch noch einige Blätter, die scheinbar wie Doppelblätter aussehen, obgleich sie doch keine sind, und deren Entstehung auf folgende Art zu erklären ist. Man findet hier nämlich nicht selten Blätter, an denen 1—2 Zähne des Blattrandes und zwar meist nahe zur Blattspitze und einerseits oder beiderseits von derselben eine geförderte Entwickelung zeigen, die soweit gehen kann, dass das Blatt zwei- bis dreispitzig wird und, wenn die beiden Spitzen gleich stark sind — was oft vorkommt —, das Aussehen eines Doppelblattes annimmt (Taf. XIV, Fig. 32, a, b, c, Fig. 26 und 31, a). Ja in einzelnen Fällen kann auf diese Art die Blattspreite bis über die Hälfte in zwei und selbst drei (Fig. 33) Theile getheilt erscheinen, und wenn die beiden Theile ungefähr

gleich sind, so werden auch die respectiven Mittelnerven derselben meist gleich stark ausgebildet und so das Aussehen eines Doppelblattes noch erhöht. In allen diesen Fällen aber hatten diese Blätter nur drei Blattspuren und der Querschnitt des Blattstieles zeigt die einem gewöhnlichen Blatte entsprechenden Verhältnisse.

Aehnliches findet sich auch bei anderen Blättern mit gezahntem Rand und ausnahmsweise auch bei ganzrandigen Blättern und zwar

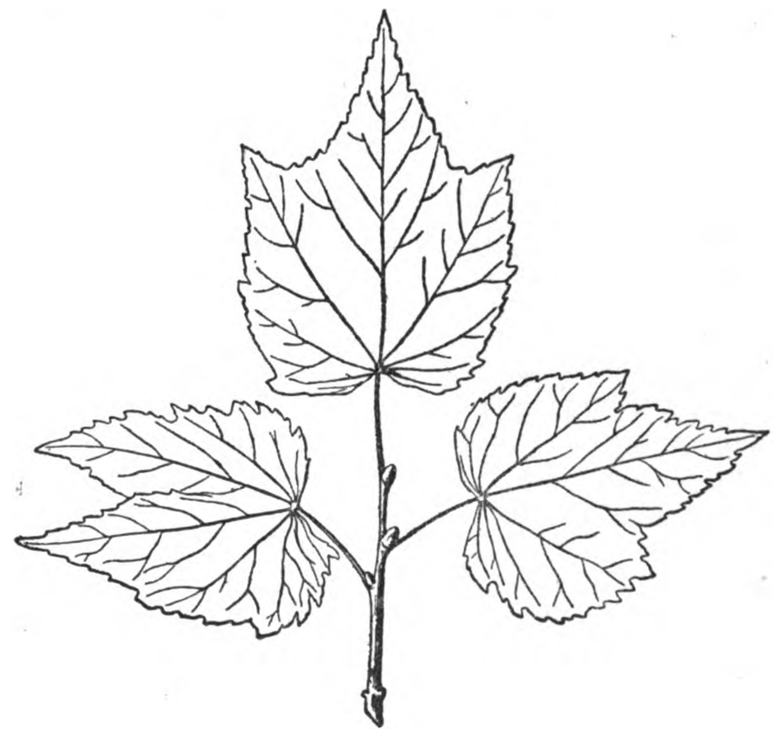


Fig. I, Tilia parvifolia.

besonders an Stock- und Wassertrieben. So z. B. bei Tilia, deren Wassertriebe meist doppelt-gesägte Blätter tragen — zumal bei Tilia alba —, während bei T. parvifolia sehr oft einzelne Zähne sich stärker entwickeln, so dass schwach zwei- bis mehrlappige Blätter entstehen. Zweige mit solchen Blättern für sich betrachtet, machen einen solchen Eindruck, dass man sehr geneigt wäre, sie für einer besonderen Form angehörend anzusehen (Fig. I). Und vielleicht waren es solche Zweige, die zur Aufstellung der Formen

T. vitifolia Host. und T. morifolia Simk.[1]) geführt haben, zumal wenn man bedenkt, dass unsere Floristen noch oft ihre neuen Formen nur nach einzelnen Herbarium-Exemplaren aufstellen. — Einmal fand ich bei T. parvifolia sogar ein bis über die Hälfte zweitheiliges Blatt (Fig. I, links), dessen Theile fast gleich waren, was ganz den Eindruck eines Doppelblattes hervorrief.

Die eben besprochenen Blätter brachten mir die ähnlich aussehenden Blätter von Boehmeria biloba (Sieb., Weld.) in Erinnerung und siehe da, dieselben kommen auf ähnliche Art zu Stande. Verfolgt man nämlich die successiven Blätter von B. biloba in ihrer Ausbildung, zumal an einem in Entwickelung begriffenen Spross, so findet man neben einspitzigen Blättern solche noch in Entwickelung begriffene Blätter, an denen unterhalb der Spitze ein Zahn des Blattrandes stärker hervortritt, der im weiteren Verlauf sich immer stärker ausbildet, um in den meisten Fällen der ursprünglichen Spitze fast gleich zu werden, obgleich die eine Spitze meist etwas schwächer ist. Bei B. biloba ist die Tendenz zur Bildung zweispitziger Blätter eine ursprüngliche ihr innewohnende Eigenthümlichkeit, wie das auch aus der Vergleichung der Nervatur eines einspitzigen mit der eines zweispitzigen Blattes hervorzugehen scheint. Bei B. biloba treten, wie bekannt, drei ungefähr gleich starke Nerven aus dem Blattstiel in die Spreite, von denen der mittlere, in die Spitze verlaufende in seinem unteren Drittel einen etwas stärkeren Seitennerv absendet, und ist es gewöhnlich der Zahn, in den dieser Seitennerv endet, der sich zur zweiten Spitze ausbildet. — Der Stielquerschnitt des einspitzigen wie des zweispitzigen Blattes verhalten sich hier gleich.

Bezüglich Philadelphus erwähne ich schiesslich noch, dass die besprochenen Blätter bei normaler, decussirter Blattstellung auftraten, und dass hier nur selten eine Aenderung in der Blattstellung und zwar eine alterirende Stellung anzutreffen ist (Fig. 32). Die zuletzt besprochenen zweispitzigen Blätter beobachtete ich meist im Sommer an der Spitze von Stock- und Wurzelschösslingen, wo oft mehrere Blätter nach einander diese Eigenthümlichkeit zeigen (Fig. 32). Nach Jacobasch treten bei Ph. cor. „häufig Zweige mit drei-

1) Neuestens hat Simonkai diese Form zurückgezogen und sie als nach dem Stutzen der T. parvifolia auftretende Zweige erklärt.

zähligen Blattquirlen anstatt der Blattpaare und an den Uebergangspunkten zwischen den beiden Blattstellungen nicht selten Doppelblätter mit gegabelter Spreite auf"[1]).

Calycanthus floridus L.

An einem Exemplare dieses Strauches, das an einem stark schattigen Orte stand, sammelte ich im Monat Mai vier Doppelblätter, von denen drei an der Spitze kurzer, schwächlicher Zweige standen, zwei von diesen zeigten äusserlich am Grunde des Blattstieles eine schwache Endknospe, beim dritten war dieselbe innerhalb der verwachsenen Stiele verborgen; das vierte Doppelblatt war das erste Blatt eines kurzen Seitentriebes, der über diesem Blatte ein verhältnissmässig sehr langes Internodium entwickelt hatte, an dessen Ende ein einzelnes, normales Blatt am Grunde mit einer schwachen Endknospe stand.

Bei zweien dieser Blätter war die Spreite nur bis auf $^1/_5$ der ganzen Spreitenlänge in zwei Spitzen gesondert, von denen je ein gleich starker Mittelnerv bis in den Blattstiel verlief. Die übrigen zwei hatten eine bis über die Hälfte gesonderte Spreite und gleichfalls zwei bis in den Stiel verlaufende Mittelnerven (Taf. XV, Fig. 34, 35).

Nach de Bary[2]) „treten bei den Calycantheen in jedes der paarweise opponirten und decussirten Blätter drei Stränge aus" und wird von ihm dabei auf eine Arbeit von Woronin[3]) hingewiesen. In derselben steht nun Folgendes: „in jedem Blattstiele verlaufen im Ganzen drei Gefässbündel: ein stärkeres, mittleres, welches als Medianus in die Lamina eintritt, und zwei schwächere, seitliche . . .". Geht man jedoch auf den Stengelknoten zurück und achtet man auf die Zahl der Blattspuren, die in ein Blatt abbiegen, so findet man, dass in jedes Blatt ein stärkeres, mittleres und beiderseits je zwei schwächere seitliche Bündel abzweigen, die aber bald zu je einem verschmelzen, obwohl sie im Blattstielgrund noch oft getrennt erscheinen und selbst im Blattstiel sieht man sie, wenigstens auf der

1) Nach Penzig, Pflanzenteratologie I, p. 461.
2) In Hofmeister, Handb. d. phys. Bot. III, p. 267.
3) Bot. Zeitg. 1860, p. 178.

einen Seite noch getrennt, da auch hier wie auch anderwärts die beiden Blattseiten sich in dieser Hinsicht nicht ganz gleich verhalten.

Uebergehend auf die Doppelblätter, so findet man bei denen mit bis über die Hälfte gesonderten Spreiten im Blattstielgrund (Fig. 36) zwei stärkere Bündel, davon nach der, den freien Rändern des Doppelstieles entsprechenden Seite je zwei schwächere, während nach der anderen Seite, wo die beiden Stiele verwachsen sind, zwischen den zwei stärkeren Bündeln nur drei schwächere zu finden sind, von denen jedoch das mittlere etwas stärker erscheint und somit zwei Bündeln entspricht, die sich aber nicht gesondert ausbilden konnten, da sie eben in die Vereinigungslinie der beiden Blätter fielen. Wir sehen also hier wieder die Elemente zweier Blätter deutlich auftreten.

Etwas anders verhält sich die Sache bei den Blättern, deren Spreiten nur wenig gesondert sind, bei denen also die Vereinigung eine viel innigere ist. Hier findet man im Blattstielgrund (Fig. 37) wohl auch zwei stärkere Bündel und nach den freien Rändern des Stieles hin je zwei seitliche, schwächere; doch zwischen den zwei stärkeren Bündeln konnte sich nur mehr ein schwächeres, in die Vereinigungslinie fallendes Bündel ausbilden, an dem durchaus nicht zu erkennen, dass es eigentlich vier schwächeren Bündeln entspricht. Immerhin, glaube ich, wird man es kaum bezweifeln, dass wir es auch in diesem Falle mit einem Doppelblatte zu thun haben.

„A. Braun[1]) hat bei Calycanthus Abweichungen in der Blattstellung, namentlich den Uebergang von der gegenständigen zur alternirenden Stellung, mehrfach beobachten können: in der Uebergangs-Region treten dann manchmal Blätter mit gegabelter Spreite auf.“ Nach dem oben Mitgetheilten durften dieselben gewiss auch Doppelblätter gewesen sein.

Vincetoxicum officinale Mch.

Von dieser Pflanze erhielt ich seiner Zeit (1881) von Prof. H. W. Reichardt ein Doppelblatt (Taf. XIII, Fig. 12) von 70 mm Länge, das nur in zwei 15 mm lange, spitze, doch ziemlich weit

1) A. Braun in Abh. d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin 1871, Sitzung vom 17. Jan., nach O. Penzig, Pflanzenteratologie I, p. 206.

(28 mm) von einander abstehende Lappen gesondert war, aus denen die gleich starken Mittelnerven bis in den Blattstiel getrennt verlaufen (Taf. XIII, Fig. 12). — Der zwischen den beiden Mittelnerven liegende Theil der Spreite zeigt hier zugleich die darin sich verzweigenden Nerven sehr deutlich und sind dieselben derart ausgebildet, dass man an ihnen nicht einmal eine Andeutung der Vereinigung der beiden Blätter bemerkt und als wäre es nicht der durch die Vereinigung entstandene, gemeinsame Theil, in welchem sie sich ausbreiten. So verzweigt sich der vom rechten Mittelnerv zu unterst abgehende Seitennerv, zumal in seinem oberen Theile derart, dass dadurch das Nervennetz beider Blätter in Verbindung tritt.

Im Blattstiel sind die Verhältnisse hier denen beim Oleander ähnlich und zeigt das eben besprochene Doppelblatt im Stielquerschnitt einen Fibrovasalkörper, der dem beim Oleander in Fig. 3, a abgebildeten gleich ist.

Ein ähnlich ausgebildetes Doppelblatt erhielt ich von Dr. Filarszky, Assistenten der Botanik an der Universität, auch von Hoya carnosa, und in dessen Stiel war der Fibrovasalkörper ebenso ausgebildet.

Bei Vincetoxicum beobachtete ich einmal dreigliedrige Blattwirtel, und ausserdem liegen mir einige Exemplare dieser Pflanze vor, an denen durch Zusammenrücken je zweier decussirter Blattpaare scheinbare vierblättrige Wirtel zu Stande kommen.

Aehnliches sah ich auch an einem Exemplare von Dianthus collinus, das mir von Karl Schilberszky, Assistenten an der hiesigen Universität, zur Ansicht überlassen wurde und bei dem an einem Knoten vier Blätter zu sehen waren; doch da hier die Blätter scheidenartig zusammenhängen, konnte man deutlich erkennen, dass das eine Blattpaar in der Scheide des anderen steckte.

Asclepias pulchra.

Unter diesem Namen fand ich im Herbarium des k. ung. Polytechnikums ein Exemplar einer Asclepias, an dem ein schön ausgebildetes Doppelblatt zu sehen ist. Dasselbe ist das eine Blatt des an einem Knoten stehenden opponirten Blattpaares. Es ist 140 mm lang und an der breitesten Stelle 65 mm breit; die ge-

wöhnlichen Blätter haben bei gleicher Länge eine grösste Breite von 40 mm. — Das Doppelblatt ist nun am oberen Ende in zwei 50 mm lange Theile gesondert, die den Spitzen gewöhnlicher Blätter gleichen und von denen je ein gleich starker Mittelnerv bis fast in die Blattbasis getrennt verläuft. — Der Stiel dieses Blattes liess sich nicht derart aufweichen, dass daraus ein entsprechender Querschnitt hätte dargestellt werden können, doch zeigt die ganze Ausbildung dieses Blattes, dass wir es mit einem Doppelblatte zu thun haben.

Cornus sp.

An einem im Garten stehenden Cornus-Strauch, der, soweit sich dies nach den Blättern entscheiden lässt, Cornus alba auct. sein dürfte, fand ich (1887) einen Zweig, an dem ein verhältnissmässig sehr grosses Doppelblatt einzeln stehend zu sehen ist. Diesem folgt nach oben alternirend ein gewöhnliches, noch unentwickeltes einzelnes Blatt und zu oberst zwei noch kleine Blättchen, deren Stiele einerseits verwachsen sind, und an deren Grunde die aus ihrer natürlichen Richtung etwas abgelenkte Endknospe zu sehen ist. Das Doppelblatt kam also hier in Folge gestörter Blattstellung zu Stande. Die Spreite desselben ist 120 mm lang und an der Spitze bis auf 45 mm in zwei Hälften gesondert, aus denen die Mittelnerven bis fast in die Blattbasis getrennt verlaufen.

Bei Cornus treten in das gewöhnliche Blatt drei ungefähr gleich starke Gefässbündel, die im weiteren Verlaufe zu einem verschmelzen. In das Doppelblatt zweigen aus dem Stamm nur fünf, gleichfalls ungefähr gleiche Bündel ab, von denen also das mittlere, in die Vereinigungslinie der beiden Blätter fallende, zwei Bündeln entspricht, was aber weder in seiner Grösse — da es darin den rechts und links ihm benachbarten Bündeln eher etwas nachsteht — noch in einer Andeutung zweier Hälften ausgedrückt ist. Hervorheben muss ich jedoch, dass dieses Bündel zuerst vom Fibrovasalkörper des Stammes abzweigt, dann folgen, fast gleichzeitig, die rechts und links von ihm stehenden und schliesslich die zwei übrigen.

B. Spiralig stehende Blätter.

Morus.

Mein gewesener Hörer und nachheriger Assistent Béla Pater — jetzt Professor an der landwirthschaftlichen Anstalt in Kaschau — hat 1883 bei Morus alba eine sehr grosse Anzahl von Doppelblättern gesammelt und zwar grösstentheils im hiesigen botanischen Garten an einer Maulbeerbaum-Hecke, die jährlich stark gestutzt wird. Herr Pater untersuchte seiner Zeit diese Blätter sehr eingehend und verfertigte auch eine grosse Anzahl mikroskopischer Präparate davon, so dass ich in den folgenden Mittheilungen mich im Grossen und Ganzen auf seine von mir revidirten Angaben und Beobachtungen stützen kann, zumal das ganze darauf bezügliche, reichhaltige Material sich in meinen Händen befindet.

Die mir vorliegenden Doppelblätter zeigen in ihrer Ausbildung eine grosse Mannigfaltigkeit: von solchen, deren Spreite nur schwach zweispitzig erscheint, bis zu solchen, deren Spreiten ganz getrennt sind und bei denen nur die Stiele vereinigt sind, giebt es alle möglichen Uebergänge (Fig. 38—41, Taf. XVI). Der Heterophyllie von Morus entsprechend — die ja, wie bekannt, besonders an Stocksprossen aufzutreten pflegt —, finden sich auch unter den Doppelblättern theils solche mit ungelappten, theils solche mit mehr-weniger stark gelappten Spreiten (Fig. 40). Dabei sind die vereinigten Blätter bald ungefähr gleich gross, bald ungleich, in welch' letzterem Falle das kleinere Blatt oft nur wie ein stärker entwickelter Lappen des grösseren erscheint. Bei allen Doppelblättern verlaufen die beiden Mittelnerven bis in den Blattstiel getrennt, nur bei dem in Fig. 38 abgebildeten Blatte vereinigen sie sich noch im Spreitengrund. Wie bekannt, treten bei Morus mit dem Mittelnerv zugleich auch zwei stärkere Seitennerven in die Spreite; von diesen sind nun bei den Doppelblättern, je nach dem Grade ihrer Vereinigung, entweder nur die nach den freien Seiten der beiden Blätter gerichteten ausgebildet, während sie nach Innen in der Vereinigungslinie der beiden Blätter fehlen, oder sie treten auch hier auf und zwar entweder nur einer oder seltener beide. Im ersteren Falle tritt er aus dem Winkel hervor, den die beiden Mittelnerven im Spreitengrunde miteinander bilden und verläuft gegen den Einschnitt zwischen den beiden Spreiten,

nahe dazu gabelig zwei Seitenzweige aussendend, die mit dem Nervennetz der respectiven Spreiten in Verbindung treten (Fig. II); oder er wendet sich entschieden in die eine Spreite, nur zartere Zweige in die andere abschickend. Sind beide dieser Seitennerven ausgebildet, so sind dieselben auch durch Nervenzweige höherer Ordnung miteinander verbunden.

Um nun bezüglich dieser Doppelblätter ins Reine zu kommen, wird es auch hier nöthig sein, nicht nur auf die Vertheilung der

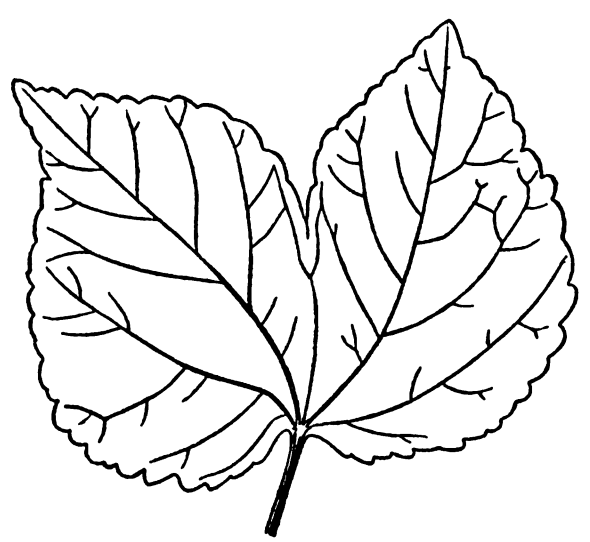


Fig. II, Morus nigra.

Gefässbündel im Blattstiel einzugehen, sondern noch mehr die Blattspuren im Stamme von ihrer Abzweigung aus eingehend zu berücksichtigen. Bevor ich jedoch die bezüglichen Verhältnisse der Doppelblätter darlege, will ich vorher die gewöhnlichen Blätter von diesen Gesichtspunkten aus näher abhandeln, da nur dann die Verhältnisse der Doppelblätter erklärbar werden.

Querschnitte durch das Internodium von Morus zeigen bei ungefähr kreisförmigem Umriss einen ringförmigen Fibrovasalkörper, an welchem nahe zu der Stelle, wo ein Blatt steht, drei Hervorragungen erscheinen, wobei der Querschnitt ungefähr eiförmig wird. Diese Hervorragungen sondern sich später als drei isolirte Gefässbündel, welche die drei Blattspuren darstellen (Fig. 42); das mittlere

Bündel ist stärker als die untereinander gleichen, zwei seitlichen. Die drei Bündel sind derart vertheilt, dass sie den Querschnitt-Umfang in drei ungefähr gleiche Abschnitte theilen, so dass der Raum zwischen den drei Blattspuren $^2/_3$ des Stammumfanges einnimmt. Im weiteren Verlauf nehmen die beiden seitlichen Bündel eine gegen das mittlere Bündel schiefe Richtung an, um — nach Abgabe von schwachen Seitenzweigen für die Nebenblättchen — beim Uebertritt in den Blattstiel sich dem mittleren anzuschliessen. Im Stiel findet man dann eine nach den Blättern wechselnde Zahl von Bündeln verschiedener Grösse, von denen die grösseren, gewöhnlich sind es drei, eine bogenförmige Anordnung zeigen, während innerhalb des Bogens in wechselnder Anzahl mehrere schwache und regellos angeordnete Gefässbündel auftreten, von denen einige manchmal gerade in die, die Bogenenden verbindende Sehne zu stehen kommen, während andere innerhalb bleiben, oder es ordnen sich alle zu einem zweiten, undeutlichen Bogen an (Fig. 43). Von diesen Bündeln schliessen sich nachher einige rechts und links den Enden des ursprünglichen Bogens an, während innerhalb desselben in wechselnder Zahl einige kleine, einander genäherte Bündel zu finden sind (Fig. 44). Später treten im oberen Theile des Stieles die meisten Bündel zu einem bogenförmigen Fibrovasalkörper zusammen, innerhalb welches nur 1—3 kleine, einander stark genäherte Bündelchen zu sehen sind. — Im obersten Theile des Stieles sondert sich dieser Fibrovasalkörper — entsprechend den drei starken Nerven, die vom Spreitengrund ausgehen — in drei bogige Theile, innerhalb welcher einige regellos vertheilte Bündelchen stehen. Im Mittelnerv ist — von den Stellen, wo Seitennerven abzweigen, abgesehen — ein kräftiger, stark gebogener Fibrovasalkörper und innerhalb desselben ein kleines Gefässbündel zu sehen (Fig. 45), das im weiteren Verlauf schliesslich ganz aufhört.

Bei den Doppelblättern ergeben sich bezüglich der Blattspuren und der Gefässbündel im Blattstiel folgende Verhältnisse. Der Stengelquerschnitt ist nahe der Stelle, wo ein Doppelblatt auftritt, ungefähr stumpf-fünfeckig, wobei vier Ecken mehr hervortreten, während das fünfte Eck mehr abgeflacht erscheint. Den vier Ecken entsprechend erscheinen nun später am ringförmigen Fibrovasalkörper vier Hervorragungen, die sich weiter nach oben zu vier gesonderten Gefässbündeln, den Blattspuren, ausbilden, die zusammen

ungefähr $^3/_4$ des Stengelumfanges einschliessen (Fig. 46). Zwei dieser Bündel, die nebeneinander stehen, sind grösser als die zwei übrigen; sie stellen die mittleren Bündel der beiden vereinigten Blätter vor (Fig. 46, a, a), während von den zwei seitlichen Bündeln jedes Blattes nur je eins vorhanden ist (Fig. 46, b, b), da die zwei andern, zwischen die beiden grösseren Bündel gehörigen, den Raumverhältnissen entsprechend hier nicht zur Ausbildung kommen konnten. Im weiteren Verlauf nehmen auch hier die zwei seitlichen, schwächeren Stränge eine schiefe Richtung und je einer schliesst sich an je einen der stärkeren Stränge an. Im Blattstielgrund findet man dann zwei gut gesonderte, je aus mehreren Bündeln bestehende Bogen, während innerhalb derselben gleichfalls je einige regellos vertheilte, schwächere Bündel auftreten (Fig. 47). Beim Uebergange aus dem etwas verbreiterten Stielgrund in den eigentlichen Stiel vereinigen sich die beiden Bogen zu einem, der aus einer wechselnden Anzahl von mehrweniger von einander getrennten Einzelbündeln sich zusammensetzt und an dessen inneren Seite, in gleichfalls wechselnder Zahl, mehrere zerstreute Bündelchen auftreten (Fig. 48), von denen einige manchmal ebenfalls in die Sehne des Bogens zu stehen kommen können. In diesem Stadium zeigt der Stielquerschnitt ganz das Bild desjenigen eines Einzelblattes, mit der Ausnahme, dass der Bogen hier gewöhnlich aus mehr Bündeln besteht als beim Einzelblatt; doch, wie schon erwähnt, ändert sich die Zahl dieser Bündel sowohl nach den Blättern als nach der Stelle des Stieles, aus welcher die Querschnitte stammen. Das eben besprochene Stadium der Bündelvertheilung im Blattstiel wäre daher durchaus nicht entscheidend, um auf ein Doppelblatt schliessen zu können, sondern es ist dazu unbedingt nöthig, den Blattstielgrund oder vielmehr noch die Abzweigung der Blattspuren im Stamm in Betracht zu ziehen. In folgenden Querschnitten aus dem Stiele eines Doppelblattes sieht man nun, dass sich einige der in die Sehne des Bogens fallenden Bündel rechts und links an die Enden des Bogens anschliessen und zugleich im letzteren die einzelnen Bündel sich derart miteinander vereinigen, dass sie zur Bildung zweier, in der Mitte getrennter, bogenförmiger Fibrovasalkörper werden, die beim Uebertritt in die Spreite die beiden Mittelnerven bilden. Die kleinen Bündel innerhalb des Bogens können unterdessen ganz aufhören, oder sie bleiben in einem der beiden neuen Bogen erhalten (Fig. 49).

Da — wie ich später noch eingehender besprechen werde — die Doppelblätter von Morus alba in Folge gestörter Blattstellung zu Stande kommen, so findet man hier die Blätter an Wasserreisern natürlich oft mehr-weniger genähert zu einander, bald gegenständig, bald ganz nahe nebeneinander, und war es daher interessant zu untersuchen, wie sich im letzteren Falle die Blattspuren der beiden Blätter ausbilden. — Hier zeigt der Stengelquerschnitt, nahe zur Stelle, wo die beiden Blätter stehen, gleichfalls einen abgerundet-fünfeckigen Umriss, wobei aber zwei Ecken bedeutend — beinahe doppelt — soweit von einander abstehen als die übrigen und auch etwas stärker hervortreten. Diesen beiden Ecken entsprechend, treten nun später zwei stärkere Blattspurstränge auf, die den Mittelsträngen der beiden Blätter entsprechen, zwischen denselben findet sich ein schwächerer und andererseits von den beiden stärkeren Strängen noch je ein schwächerer Strang (Fig. 50). Im Ganzen zweigen also nur fünf Blattspuren ab statt sechs, wie sie zwei Blättern entsprechen würden; der Strang zwischen den beiden stärkeren stellt also einen Doppelstrang vor, wie das sein ferneres Verhalten auch deutlich zeigt, denn beim Uebergang in den Blattstiel — wobei die Blattspuren der Blätter sich zu einem bogigen Fibrovasalkörper vereinigen — sondert er sich in zwei Hälften, wovon die eine dem einen, die andere dem andern Blatte zukommt (Fig. 51). Da, wie früher erwähnt wurde, die drei Blattspuren eines gewöhnlichen Blattes fast $^2/_3$ des Stammumfanges einnehmen, so können bei Morus in Folge dieser Eigenthümlichkeit bei knapp nebeneinander stehenden Blättern natürlich zwei seitliche Blattspurstränge, schon der Raumverhältnisse wegen, nicht gesondert, sondern nur vereinigt sich ausbilden und bei Doppelblättern aus demselben Grunde überhaupt nicht zur Ausbildung kommen.

Nach dem Mitgetheilten war ich nun begierig zu erfahren, wie sich bei opponirten Blättern die Blattspuren verhalten. Ich fand auch wirklich zwei scheinbar streng gegenständige Blätter, und der entsprechende Stengelquerschnitt ergab sechs Blattspuren, zwei stärkere und je zwei dazu gehörige seitliche, schwächere Stränge, doch waren zwei der letzteren stark einander genähert, ein Zeichen, dass die beiden Blätter dennoch nicht streng opponirt waren, was auch die Form des Querschnittes wie die Stellung der beiden stärkeren Stränge zeigt. Da nun auch in diesem Falle sechs Stränge

sich ausbilden, so wird es natürlich auch bei scharf opponirten Blättern der Fall sein, nur müssen hier jedenfalls die Stränge jedes Blattes etwas zusammenrücken, da sie doch je einzeln nicht $^2/_3$ des Stengelumfanges einnehmen können, wie es einem Einzelblatte entsprechen würde.

In der Achsel der Doppelblätter von Morus alba fand ich stets nur eine Knospe (Fig. 47, c); bei nahe nebeneinander stehenden Blättern können zwei Knospen oder nur eine zur Ausbildung kommen (Fig. 51, c). Im letzteren Falle fand ich einmal die Knospe gerade in der Mitte zwischen den beiden Blättern stehen; ein andermal war sie in der Achsel des einen Blattes, nach der vom andern Blatte abgewandten Seite etwas hervortretend (Fig. 51, c). Ich finde übrigens, dass auch bei normalen Blättern die Achselknospe meist etwas einseitswendig steht, was besonders an Querschnitten durch den Stengelknoten deutlich hervortritt und daher zu kommen scheint, dass der Blattstielgrund etwas schief am Stengel inserirt ist. Die Knospe kann auch bei Doppelblättern einseitswendig sein (Fig. 47, c) und das kann selbst bei nebeneinander stehenden Blättern der Fall sein (Fig. 51, c).

Bei Morus alba stehen die Blätter, wie bekannt, gewöhnlich abwechselnd zweizeilig, zumal ist dies der Fall bei Bäumen, die unter normalen Verhältnissen wachsen und an denen die Zweige eine mehr-weniger wagerechte Lage haben und beiderseits die in eine Ebene zu liegen kommenden Blätter tragen. An aufrechten, kräftigen Trieben dagegen — wie solche nach dem Stutzen meist aufzutreten pflegen — findet man neben Blattstellungen nach $^1/_2$, auch solche nach $^1/_3$ und $^2/_5$ und zwar oft an denselben Zweigen nacheinander auftretend. Hier sieht man dann auch oft mehr-weniger genäherte, sowie Doppelblätter und zwar gewöhnlich an der Uebergangsstelle von einer Stellung in die andere. So liegen mir mehrere Zweige mit Doppelblättern vor, an denen die Blattstellung unterhalb des Doppelblattes $^1/_2$, oberhalb desselben $^1/_3$ beträgt und wobei die vereinigten Blätter, wie es scheint, derart aufzufassen sind, dass das eine die Stellung nach $^1/_2$ abschliesst, das andere die nach $^1/_3$ beginnt. Das Gleiche gilt auch für Blätter, die knapp nebeneinander stehen und die gleichfalls den Uebergang von $^1/_2$ zu $^1/_3$ bilden.

In anderen Fällen erhält man jedoch einen anderen Eindruck. Man findet nämlich Zweige, an denen die Blätter scheinbar streng

alternirend stehen, wobei aber an einer Stelle ein Doppelblatt auftritt, dessen einer Theil daher — der typischen, alternirenden Blattstellung entsprechend — als überzählig angesehen werden könnte (Fig. 52, a). Das Gleiche könnte man auch dann annehmen, wenn bei alternirender Stellung zwei nacheinander folgende Blätter mehrweniger nahe nebeneinander oder übereinander stehen, wie es wirklich vorkommt (Fig. 53, a und a') und wobei die Blätter a und a' gleichfalls als überzählig erscheinen könnten. Was aber nicht der Fall ist, da es auch solche Stellungen giebt, wie sie in Fig. 54 abgebildet sind und wobei das scheinbar überzählige Blatt a vielmehr mit dem vorangehenden und nachfolgenden einen Cyklus nach nicht ganz genau $^1/_3$ bildet, da ja bei Morus auch normal auf Blattstellungen nach $^1/_2$ solche nach $^1/_3$ folgen können. Nun sind aber die in Fig. 53 dargestellten Verhältnisse nur Varianten des eben besprochenen Falles, da durch Verrückung des Blattes a nach unten der Fall in Fig. 54 eintritt und da weiter durch noch näheres Heranrücken dieses Blattes an das neben ihm stehende Blatt ein Doppelblatt zu Stande kommt, so kann die Entstehung eines solchen, sowie jede andere hier erwähnte abweichende Blattstellung als Versuch angesehen werden, den Uebergang von $^1/_2$ nach $^1/_3$ Divergenz herzustellen. Das scheinbar überzählige Blatt stellt dann das zweite Blatt eines Cyklus nach $^1/_3$ dar und führt je nach seiner Stellung zur Entstehung opponirter, nebeneinander stehender oder doppelter Blätter. Die nach dem Stutzen auftretenden Triebe sind, wie bekannt, meist aufrecht und an solchen Trieben ist auch die Tendenz vorhanden, Blattstellungen höherer Divergenz auszubilden. Diese Triebe wären aber unter normalen Verhältnissen vielleicht nicht zur Ausbildung gekommen, oder sie hätten sich zu wagerechten Zweigen mit zweizeiliger Blattstellung entwickelt, waren also ihrer Anlage nach gleichsam nicht darauf eingerichtet, Blattstellungen höherer Divergenz zu produciren, wurden aber in Folge der reichlicheren Zufuhr von Nahrungs- und Bildungsstoffen und der dadurch bedingten veränderten Richtung gleichsam dazu genöthigt, können aber diese höheren Divergenzen noch nicht immer rein zum Ausdruck bringen, sondern es zeigen sich oft nur Versuche dazu, die dann zur Entstehung einander mehr-weniger genäherter oder doppelter Blätter führen.

Bei Morus nigra sammelte ich einmal zwei Doppelblätter und

zwar an einem älteren Baume, der auf einem Aste zahlreiche, dicht bei einander stehende Zweige trug, an denen die Blätter gleichfalls dicht standen. Das eine Doppelblatt war nach Art der bisher besprochenen Doppelblätter ausgebildet und waren deren Spreiten bis zur Hälfte vereinigt, während die beiden Hauptnerven vom Spreitengrunde aus getrennt sind. Von den mit den Hauptnerven zugleich in die Spreite tretenden Seitennerven sind die zwei äusseren normal ausgebildet, während nach Innen, in der Vereinigungslinie der beiden Blätter, ein stärkerer Nerv auftritt, der gerade aus dem Winkel entspringt, den die beiden Hauptnerven an ihrem Ausgangspunkte miteinander bilden und dann gegen den Einschnitt, der die beiden Spreiten von einander sondert, verläuft, um sich nahe dazu in zwei Aeste zu theilen, von denen der eine mit dem Nervennetz der einen Spreite, der andere mit dem der anderen in Verbindung tritt, so einigermassen andeutend, dass dieser Nerv zweien entspricht (Fig. II, Seite 458).

Bei dem andern Doppelblatte waren die beiden Spreiten ganz getrennt, während die Stiele ihrer ganzen Länge nach verwachsen waren, jedoch derart, dass die Spreiten übereinander zu liegen kamen und ihre Oberseiten einander zuwendeten. Im Querschnitt dieses Blattstieles waren die Gefässbündel ringsherum in einer unregelmässigen Ellipse angeordnet, und zwar derart, dass deren Gefässtheile alle nach der Mitte des Stieles orientirt waren, während in der Mitte einige regellos vertheilte Bündel auftraten, deren Gefässtheile eine verschiedene Orientirung zeigten.

Ficus australis.

Bei dieser auch als Zimmerpflanze jetzt häufig cultivirten Feigenart sammelte ich zwei Doppelblätter, die gleichfalls an nach dem Stutzen sich entwickelnden Trieben auftraten. Beide waren ziemlich gleich ausgebildet und reichte die Vereinigung der beiden Spreiten etwas über die Hälfte ihrer Längen (Taf. XVII, Fig. 61). Die beiden Mittelnerven verliefen bis in den Blattgrund getrennt. Bei den normalen Blättern von Ficus australis zweigen, wie bekannt, vom Mittelnerv gleich im Spreitengrund oder nahe dazu, zwei etwas stärkere Seitennerven ab, die gewöhnlich unter spitzerem Winkel abbiegen, sowie auch steiler und weiter aufsteigen als die übrigen

Seitennerven erster Ordnung und oft so deutlich hervortreten, dass die Blätter dreinervig erscheinen. Bei den Doppelblättern waren von diesen ersten, stärkeren Seitennerven zwei gleichfalls charakteristisch ausgebildet, während die zwei übrigen in dem einen Doppelblatte gar nicht zur Ausbildung kamen, während bei dem anderen aus dem Winkel, den beide Mittelnerven miteinander bilden, ein stärkerer Nerv auslief, der dann im weiteren Verlaufe mit dem Nervennetze der beiden Spreiten in Verbindung trat (Fig. 61). Wir haben hier also ähnliche Verhältnisse, wie sie auch bei Morus diesbezüglich vorkommen.

Das Verhalten der Blattspuren habe ich bei diesen Doppelblättern zu untersuchen versäumt; die Blattstiel-Querschnitte dagegen zeigen hier ähnliche Verhältnisse wie bei Morus. Im Uebrigen aber glaube ich, dass das in Fig. 61 abgebildete Blatt schon nach seinem Aeusseren sich deutlich als Doppelblatt zu erkennen giebt.

Weiter sammelte ich bei Ficus australis noch eine grosse Anzahl solcher gewöhnlicher Blätter, die an nach dem Stutzen auftretenden Trieben sich bildeten und die eine ziemliche Mannigfaltigkeit der Formen aufweisen. So waren die zuerst auftretenden, die Erstlings- oder Primärblätter, oft schmal, fast lineal (Taf. XVII, Fig. 59), deren Spreite bei 30 mm Länge nur 6 mm breit war. Auch die nachfolgenden waren oft mehr verlängert (Taf. XVII, Fig. 62) und gingen dann in verschmälert eiförmige und elliptische Formen über, während die typische Blattform die breit-elliptische ist, wobei die Spreite meist noch einmal so lang als breit ist. Bei den schmalen Primär-Blättern waren die untersten Seitennerven gleichfalls in charakteristischer Art ausgebildet (Fig. 59 und 62).

Schliesslich habe ich hier öfters (in 10 Fällen) unter den gewöhnlichen Blättern auch noch solche beobachtet und gesammelt, bei denen die Spreite meist im oberen Drittel beiderseits eine mehr-weniger deutliche Einkerbung oder Einbuchtung aufwies (Taf. XVII, Fig. 60), wobei die Ränder der Einbuchtung etwas gewellt erscheinen. Dass aber hierbei nicht äussere Eingriffe, d. h. Verletzungen, mitspielen, zeigen sowohl die Ränder der Einbuchtung als auch der Verlauf der Nerven. Ich möchte daher diese Blätter als Anfänge zur Heterophyllie ansehen, wie sie ja bei den Moraceen überhaupt öfter auftritt und auch bei Ficus vorkommt.

Cydonia vulgaris Willd.

Im städtischen Garten zu Leutschau (Zips) ist Cydonia als Heckenstrauch angepflanzt und wird in Folge dessen jährlich stark gestutzt. An den nachher auftretenden Trieben fand ich eine Anzahl abweichender Blätter und verschiedene Störungen der Blattstellung. Die einen dieser Blätter haben das Aussehen entschiedener Doppelblätter (Fig. 55, d) und sind deren Spreiten bis zur Hälfte oder darüber getrennt, und verlaufen deren Hauptnerven bis in den Blattgrund getrennt. Während im Blattstielgrund der gewöhnlichen Blätter drei Gefässbündel auftreten, die später zu einem bogigen Bündel verschmelzen, treten bei den Doppelblättern fünf Bündel auf, von denen das mittlere das grösste ist, da es zwei Bündeln entspricht. Im weiteren Verlauf vereinigen sich die Bündel auch hier zu einem bogigen Fibrovasalkörper, der sich erst in der Blattspreite, den zwei Mittelnerven entsprechend, in zwei Theile sondert. — Wo solche Doppelblätter auftreten, ist auch die Blattstellung gestört, und man sieht auch hier wie bei Morus, dass zwei aufeinander folgende Blätter bald knapp nebeneinander, bald opponirt und selbst superponirt auftreten (Fig. 55).

Die andere Art der abweichenden Blätter (Fig. 56) wäre man geneigt für solche Doppelblätter zu halten, die aus der innigeren Vereinigung zweier ungleicher Blätter hervorgingen, doch zeigt die genauere Untersuchung, dass in diese Blätter nur drei Blattspuren eintreten. Es sind somit einfache Blätter, deren Spreiten mehrweniger tief, lappig getheilt sind. Zweige mit solchen Blättern zeigten keine Störungen der Blattstellung; dieselben waren aufrecht und standen die Blätter daran theils nach $^1/_2$, theils nach $^1/_3$. Bei Cydonia hat Jaeger Gabelspaltung der Blattspreite beobachtet[1]).

Pyrus amygdaliformis Vill.

Von dieser Pflanze erhielt ich durch meinen gewesenen Hörer L. Bém eine Anzahl von Doppelblättern, die er an einem im Garten cultivirten Exemplare sammelte. Von diesen Blättern waren bei

1) Siehe: Penzig, l. c. p. 444.

einigen die Spreiten bis zur Hälfte vereinigt und die Mittelnerven bis nahe zum Spreitengrund getrennt (Taf. XVII, Fig. 57), die meisten waren aber nur mit den Stielen vereinigt, und zwar fanden sich alle Abstufungen von solchen, deren Stiele nur am Grunde zusammenhingen, bis zu solchen, deren Stiele der ganzen Länge nach verwachsen waren.

Alle diese Blätter treten auf den kurzen Seitenzweigen auf, an denen die Blätter meist stark genähert und ohne bestimmbare Stellung vertheilt waren.

Auch hier zeigen die gewöhnlichen Blätter drei Gefässbündel im Blattstielgrund, die sich weiter gleichfalls vereinigen; im Blattstielgrund der Doppelblätter sind anfangs fünf Bündel zu finden, von denen beim mittleren im Gefässtheil eine deutliche Sonderung in zwei Parthieen zu bemerken ist (Taf. XVII, Fig. 58). Im weiteren Verlaufe verhalten sich diese Bündel so wie bei Cydonia.

Godron hat bei diesem Pyrus dreilappige Blätter beobachtet, und nach Bornmüller kommt diese Blattform auch an wildwachsenden Exemplaren (in Bulgarien) vor, weshalb er diese als v. triloba bezeichnet[1]).

Robinia Pseudacacia L.

Ich habe schon vor Jahren[2]) kurze Mittheilungen über Bildungsabweichungen an den Blättern von Robinia gemacht, jetzt will ich nun meine diesbezüglichen Beobachtungen etwas ausführlicher behandeln und durch neue ergänzen.

Die Form der Blättchen wechselt, abgesehen von den vielerlei Gartenformen der Robinia, auch an wildwachsenden Exemplaren ziemlich bedeutend. Während dieselben nämlich gewöhnlich halb so breit als lang sind, findet man Triebe, deren sämmtliche Blätter schmale Blättchen aufweisen, wobei die Länge das Vierfache der Breite beträgt und auch wieder solche, deren Blättchen fast kreisrund sind, indem ihre Länge höchstens 3—4 mm mehr betrug als ihre Breite. Solche Blätter sammelte ich an Stocktrieben, wobei die Blättchen fast durchgehends beinahe kreisrund waren.

1) Penzig, l. c. p. 445 und Bot. Centralbl., Bd. 36 (1888, IV), p. 59.

2) Bot. Centralbl. 1880, No. 17.

Meist sind die Blätter von Robinia unpaarig gefiedert, doch findet man nicht selten auch paarig gefiederte Blätter, wobei die mehr-weniger entschiedene Deutlichkeit der Paarigkeit von der Art ihrer Entstehung abhängt. Man sieht nämlich in einem Falle, dass am Ende der Blattspindel zwei gleich grosse, nach rechts und links gewendete Blättchen stehen, so dass ein deutlich paariges Blatt zu Stande kommt; im anderen Falle nimmt die Spitze der Spindel ein einzelnes Endblättchen ein, während einerseits daran ein meist kleineres, einzelstehendes Blättchen steht, das, wenn das eigentliche Endblättchen etwas seitwärts geneigt ist, den Eindruck eines paarig gefiederten Blattes hervorruft. In diesem Falle sind oft auch die nächststehenden Seitenblättchen nicht zu Paaren geordnet, doch lassen sich dieselben nach ihrer Zahl wirklich in Paaren ordnen und bleibt dabei neben dem Endblättchen das einzelstehende Blättchen übrig[1]). Die Entstehung desselben muss hier auf eine Abzweigung des Endblättchens zurückgeführt werden, und dementsprechend findet man auch, dass die Seite des Endblättchens, an welcher das abgezweigte Einzelblättchen steht, meist schwächer ausgebildet ist. Dabei kann die Abzweigung mehr-weniger vollständig erfolgen, so dass dann Bildungen zu Stande kommen, wie sie die Fig. 63 (Taf. XVII) zeigt.

Im anderen Falle aber, bei deutlicher Paarigkeit nämlich, muss man annehmen, dass statt eines Endblättchen-Primordiums gleich anfangs zwei Primordien auftreten, die sich dann zu zwei meist gleichen und symmetrisch gestellten Endblättchen ausbilden. Doch kann es auch hier vorkommen, dass die Ausbildung nicht vollständig vor sich geht und so entstehen Doppel-Endblättchen, wenn nämlich die beiden Primordien gleich anfangs so nahe zu einander stehen, dass im weiteren Verlauf eine mehr-weniger innige congenitale Vereinigung der beiden Blättchen stattfindet (Fig. 64).

Das Endresultat kann in beiden hier behandelten Fällen scheinbar dasselbe sein; doch glaube ich, dass nach dem, was ich bis jetzt über die Unterscheidung von Doppel- und zweispitzigen (oder getheilten) Blättern gesagt habe, auch hier diese beiden Fälle unterschieden werden müssen. Denn beim Doppelblatt werden gleich

1) Aehnliches kommt auch bei anderen Pflanzen mit unpaarig gefiederten Blättern vor, so bei: Sophora, Colutea, Caragana etc.

anfangs zwei Primordien und für jedes die dem Mittelnerv entsprechenden Gefässbündel angelegt, während beim zweispitzigen oder getheilten Blatte nur ein Primordium und ein Mittelnerv angelegt wird; erst später, nach Anlegung des Mittelnervs tritt dann hier am Primordium, entweder seitlich oder gabelig, eine Abzweigung auf, in welcher dann nur ein Seitennerv des schon früher angelegten Mittelnervs sich stärker ausbildet und so zum Mittelnerv der Abzweigung wird. Das Gleiche gilt auch für die Blättchen zusammengesetzter Blätter.

Auch doppelte Seitenblättchen kommen bei Robinia vor (Fig. 65, Taf. XVIII) und zwar verschiedene Grade der Vereinigung zeigend. In einigen Fällen scheint diese Bildungsabweichung eine Folge von Verletzung — etwa Insectenstich — zu sein, da die Blattspindel an der Stelle, wo doppelte Seitenblättchen standen, oft etwas verbogen und missgestaltet war, d. h. Zeichen von Vernarbung zeigte.

Ebenso treten auch an den Seitenblättchen Abzweigungen auf, und kann man alle möglichen Abstufungen von beginnender Lappung bis zur Bildung gesonderter Blättchen beobachten. Dieselben können als accessorische Blättchen bezeichnet werden. Sie treten meist an der unteren und nur seltener an der oberen Seite der Blättchen auf (Fig. 66, 67, 68), auch findet man sie gewöhnlich nur beim untersten Blättchenpaar und meist einzeln, doch kommen sie auch bei mehreren nacheinander folgenden Blättchenpaaren vor (Fig. 68) und beobachtete ich in seltenen Fällen selbst zwei und drei accessorische Blättchen an einer Stelle (Fig. 67). Gewöhnlich stehen sie knapp am Grunde des Blättchenstieles (Fig. 66, 68), ausnahmsweise, zumal wenn mehrere an einer Stelle auftreten, auch weiter davon (Fig. 67, rechts), seltener stehen sie am Grunde der Blättchenspreite (Fig. 66, rechts), sind dann ungestielt und erweisen sich dann deutlich als Abzweigungen des betreffenden Blättchens.

Oft fehlen dort, wo accessorische Blättchen auftreten, die Stipellae und macht es dann den Eindruck, als hätten sich dieselben in accessorische Blättchen umgewandelt (Fig. 66, links und Fig. 67). Dass dies wirklich vorkommt, zeigen die Uebergänge, die zwischen Stipellae und accessorischen Blättchen auftreten (Fig. 67, links). Uebrigens ist es in Folge der Correlation, die im Wachsthum miteinander zusammenhängender Theile besteht, leicht begreif-

lich, dass die Stipellae auch dann nicht immer auftreten müssen, wenn die accessorischen Blättchen aus der Theilung eines Blättchens hervorgingen, weil gleichsam die für die Stipellae bestimmten Stoffe zur Bildung dieses accessorischen Blättchens verwendet wurden. Bei reichlicher Ernährung ist es aber auch möglich, dass an Stelle der Stipellae, also gleichsam aus ihnen, sich accessorische Blättchen bilden. Ja es kann auch beides eintreten, so wenn mehrere accessorische Blättchen an einer Stelle zu finden sind (Fig. 67, rechts). Diese Bildungen sind an kräftigen Stocksprossen und Wasserreisern sehr häufig anzutreffen[1]) und daraus ergiebt sich, dass sie der stärkeren Ernährung sowie den Störungen, die sich an solchen Zweigen in der Stellung und Ausbildung der Blätter zeigen, ihre Entstehung verdanken[2]).

Schliesslich will ich noch ein Doppelblatt von Robinia Pseudacacia kurz beschreiben (Fig. 69, Taf. XVIII), von dem ich nur bedaure, dass ich es nicht selbst sammelte und somit über sein Auftreten am Zweige nichts sagen kann. Die Blattspindel trägt zu unterst zwei Blättchenpaare, dann folgen vier einzelstehende Blättchen, die also wieder zwei Paare geben, darauf folgt die Trennung der Spindel in zwei Theile, der rechte trägt noch vier Blättchenpaare und ein Endblättchen, der linke zeigt erst sechs einzelstehende Blättchen, die also drei Paare geben, dann noch ein Blättchenpaar und das Endblättchen. — Ein solches Blatt hat auch schon Fermond

---

1) Auch bei Robinia viscosa und Amorpha fruticosa (nach Schilberszky) findet man accessorische Blättchen.

2) Lappung und Theilung des Endblättchens kommen auch bei Rhus, Ailanthus, Fraxinus und anderen vor. An Stocksprossen von Rhus glabra, die häufig in Gartenanlagen vorkommt, sammelte ich auch mehrere doppelte Seitenblättchen, die verschiedene Grade der Vereinigung zeigten, und bei denen die Spreite nach der unteren Seite hin meist mehr, weniger an der Blattspindel herablief. Bei Rhus typhinum beobachtete ich accessorische Blättchen, die viel kleiner wie die gewöhnlichen Seitenblättchen waren und hier, wo keine Stipellen vorkommen, nur aus der Theilung der Seitenblättchen hervorgegangen sein konnten. Aehnliches findet man manchmal auch bei Ailanthus. Desgleichen finden sich auch bei Sambucus nigra accessorische Blättchen, und zwar sowohl bei der forma stipulata wie bei der f. astipulata; ebenso können sie auch hier durch die blättchenartige Ausbildung der Stipellae zu Stande kommen, meistens entstehen sie jedoch durch Theilung der Seitenblättchen und zeigt sich Neigung zur Bildung doppelt gefiederter Blätter.

beobachtet[1]) und wird von Penzig dieser Fall als „Gabelung der gemeinsamen Blattspindel“ angeführt. Mir ist Fermond's Arbeit nicht zugänglich, doch muss ich das von mir beschriebene Blatt als ein Doppelblatt ansehen, hervorgegangen aus der theilweisen congenitalen Vereinigung zweier Blätter. Der Querschnitt des Blattstieles aber bot hier leider keine Aufklärung, es müsste auf die Blattspuren zurückgegangen werden. Da ich nun bei anderen Pflanzen Doppelblätter häufig an Stocksprossen sammelte, so suchte ich auch bei Robinia danach, doch ohne vollständigen Erfolg. Jedoch fand ich an kräftigen, zweijährigen Stocksprossen, an denen die Nebenblatt-Dornen die Orte der Blätter anzeigten, dass auch hier Störungen der Blattstellung auftreten und dass somit, ähnlich wie bei Morus, zwei Blätter ganz knapp nebeneinander zu stehen kommen, was dann auch die Möglichkeit einer mehr-weniger innigen Vereinigung zweier Blätter ergiebt. So fand ich in zwei Fällen vier Nebenblatt-Dornen in gleicher Höhe nebeneinander und einmal nur drei solcher Dornen, von denen jedoch der mittlere länger und stärker war, somit aus der Vereinigung zweier hervorging. In seltenen Fällen können dann zwei Blätter bei ihrer Anlage noch näher zu stehen kommen und so zur Bildung eines Doppelblattes führen[2]).

Phaseolus vulgaris L.

An den Blättern von Phaseolus wurden schon ziemlich zahlreiche Bildungsabweichungen beobachtet — wie aus Penzig's schon öfters citirtem Werke (p. 401) ersichtlich — und deshalb will ich hier nur einige Fälle erwähnen.

Wie bekannt, gehen bei Phaseolus den typischen, dreizähligen Blättern einfache Primärblätter voran, und so ist es natürlich, dass

1) Siehe: Penzig, Pflanzenteratologie I, p. 392.

2) Nachträglich erhielt ich von Karl Schilberszky, Assistent für Botanik an der Universität, einige abweichende Blätter von Robinia Pseudacacia, von denen ich Blättchen mit unterbrochener Spreite, nach der Art, wie es Fig. 25 (Taf. XIV) für Syringa zeigt, erwähne, sowie einen eigenthümlichen Fall, wobei einem normalen Blättchen in seinem oberen Theile ein viel kleineres Blättchen derart auflag, dass es seine Oberseite der Oberseite des grösseren Blättchens zukehrte und seines Mittelnervs entlang mit dem Mittelnerv des grösseren Blättchens verwachsen war, so dass dasselbe im Querschnitt vierflügelig aussah.

man gelegentlich auch Uebergänge zwischen beiden findet, derart, dass einfache Blätter einerseits oder beiderseits mehr-weniger stark ausgebildete Lappen zeigen oder dass zweizählige Blätter auftreten, wobei das eine grössere, meist endständige Blättchen an der Seite, wo kein Seitenblättchen steht, oft wieder mehr-weniger gelappt erscheinen kann. Derartige zweizählige Blätter haben meist nur zwei Stipellae.

Die typischen Primärblätter sind meist dreinervig, doch sendet jeder der Seitennerven oft schon im Spreitengrunde je einerseits Zweige ab, so dass dann die Blätter selbst fünfnervig sein können. Gelappte, einfache Blätter können nun bloss dreinervig sein oder die Zahl der aus dem Stiel in die Spreite tretenden Nerven kann bis neun steigen, wobei aber nicht alle Nerven gleich stark ausgebildet sind. Dies zeigt auch das in Fig. 70, Taf. XVIII abgebildete Blatt, das man als dreilappiges Primärblatt auffassen könnte, obwohl mir eine andere Deutung entsprechender zu sein scheint. Die neun Nerven, die hier in die Spreite eintreten, sowie der Umstand, dass im Spreitengrund eine polsterartige und behaarte, eine Sonderung in drei Theile aufweisende Parthie auftritt, die ganz den Gelenkstheilen der Phaseolus-Blättchen entspricht, scheinen dafür zu sprechen, dass wir es hier mit einem dreizähligen Blatt zu thun haben, bei dem die drei Blättchen sich congenitär vereinigten.

Die Blättchen von Phaseolus können — wie schon vielfach beobachtet wurde — gleichfalls Lappung und schliesslich Theilung aufweisen, wodurch die Zahl der Blättchen vermehrt wird. Diese Vermehrung kann jedoch nach meinen Beobachtungen auch dadurch eintreten, dass sich die Stipellen zu Blättchen ausbilden. Mir liegen mehrere diese Auffassung bestätigende Blätter vor. So zeigt ein scheinbar dreizähliges Blatt ein grosses, schwach dreilappiges Endblättchen (von 90 mm Länge), in welches aber sieben Nerven eintraten, so dass es eigentlich als aus der congenitalen Vereinigung dreier Blättchen entstanden aufgefasst werden kann (Fig. 71). An der Stelle der Stipellen findet sich einerseits ein kleines (50 mm langes), einem gewöhnlichen Seitenblättchen ähnliches Blättchen, während andererseits ein nur 10 mm langes, blattartiges Gebilde steht, das unsymmetrisch ist und einerseits eine schmale, deutlich an ein Stipellum erinnernde und in eine Spitze endigende Parthie aufweist. — Bei einem anderen dreizähligen Blatte steht auf der

einen Seite des 35 mm langen Endblättchens ein normales Stipellum, während andererseits die Stelle des Stipellums ein 10 mm langes, symmetrisch ausgebildetes und einem gewöhnlichen Seitenblättchen ähnliches Blättchen zu finden ist. — Schliesslich erwähne ich noch ein fünfzähliges Phaseolus-Blatt, dessen Blättchen aber von einer Stelle ausgehen und alle gleich kurz gestielt und dreinervig sind. Das mittlere, 60 mm lange und 30 mm breite Blättchen scheint dem Endblättchen zu entsprechen, rechts und links davon steht je ein fast gleich gestaltetes und gleich grosses, 80 mm langes und 50 mm breites Blättchen, das aus der blattartigen Ausbildung je eines Stipellums hervorgegangen sein dürfte; nun folgt rechts und links je ein normales (das eine 95 mm, das andere 80 mm lang) Seitenblättchen, jedes am Stielchengrund mit einem normalen Stipellum. — Uebrigens gilt hier dasselbe, was ich schon bei Robinia bezüglich der Vermehrung der Blättchen gesagt habe.

Bei Phaseolus sind schon öfter drei Kotyledonen beobachtet worden; mir liegt auch eine Keimpflanze vor, die drei Kotyledonen zeigt, auf welche auch drei in gleicher Höhe stehende Primärblätter folgen, von denen jedoch zwei mit ihren Stielen vereinigt sind.

In einem anderen Falle folgten auf die zwei opponirten Primärblätter am nächsten Knoten gleichfalls zwei mit ihnen decussirte Blätter, von denen das eine ein gewöhnliches, dreizähliges, das andere aber ein abweichend ausgebildetes, zweizähliges Blatt war. Dasselbe zeigte links ein gewöhnliches, dreinerviges Seitenblättchen, während das zweite grössere Blättchen seiner Stellung nach dem Endblättchen entsprach, jedoch viernervig war, wobei die mittleren zwei Nerven stärker entwickelt waren; der eine von ihnen, und zwar der linke, lief in die Spitze des Blättchens aus, während der rechte in eine kleine, zahnartige Hervorragung des Blattrandes endete und als der Mittelnerv des zweiten (rechten) nicht zur Ausbildung gekommenen Seitenblättchens aufgefasst werden könnte. Dieses zweizählige Blatt hatte ausnahmsweise drei Stipellen und zwar war das an der Stelle des nicht ausgebildeten Seitenblättchens stehende etwas grösser und breiter, was auch eine Folge der Correlation im Wachsthum ist.

Tulipa.

Der Stengel der gewöhnlichen Gartentulpe trägt, wie bekannt, mehrere einzeln stehende Blätter, deren Basis mehr-weniger stengelumfassend ist und von denen das oberste, ähnlich wie die Spatha der Amaryllidaceae, die junge Blüthenknospe einhüllt. Ebendeshalb dürfte eine Bildungsabweichung, die ich an diesem Blatte beobachtete, von Interesse sein. Mustert man nämlich eine grössere Zahl von Tulpen, so findet man nicht selten, dass an der Stelle des obersten Blattes zwei Blätter knapp nebeneinander oder fast opponirt stehen, wobei jedoch das eine Blatt, das zugleich das kürzere ist, etwas höher steht. Diese Blätter sind viel schmäler und geben zusammen ungefähr die Breite eines einzelnen, obersten Blattes. Weiter findet man aber nicht selten, dass das oberste Blatt zweispitzig bis tief zweispaltig ist (Fig. 72, Taf. XVIII). Mir liegen fünf solcher Blätter vor, von denen beim ersten die Spreite bis auf 200 mm ungetheilt ist und dann sich in zwei ungleiche Spitzen — die eine 80, die andere 50 mm lang — theilt; beim zweiten ist die Spreite bis auf 115 mm ungetheilt und die beiden Spitzen sind 86 und 75 mm lang; beim dritten ist die Spreite bis auf 105 mm ganz und trägt Spitzen von 92 und 80 mm Länge (Fig. 72); das vierte Blatt ist bis auf 74 mm ungetheilt und betragen die beiden Spitzen 175 und 130 mm; endlich das fünfte Blatt hat eine bis auf 65 mm ungetheilte Spreite, während die beiden Spitzen 186 und 156 mm messen. — Diese Blätter — die man auch als Doppelblätter auffassen kann — sind ganz oder fast stengelumfassend, jedoch so, dass ihre Basis einerseits höher inserirt ist (Fig. 72) und zwar entspricht die höher inserirte Seite der kürzeren Spitze und ebenso ist in dem Falle, wo es bis zur völligen Trennung in zwei Einzelblätter kommt, wie schon erwähnt, das höher inserirte das kürzere.

Wir sehen also, dass bei Tulipa an Stelle des obersten Blattes in gewissen Fällen mehr-weniger tief zweitheilige und selbst zwei ganz getrennte Blätter auftreten können und da dasselbe, ähnlich wie die Spatha der Amaryllidaceae, die junge Blüthenknospe einhüllt, so könnte man dieses oberste Blatt mit dieser Spatha identificiren, zumal ja, wie bekannt, diese Spatha gleichfalls meistens aus zwei opponirten Blättern besteht, die gewöhnlich mehr-weniger

miteinander verwachsen. So ist es für Narcissus nachgewiesen, dass die Spatha aus zwei anfangs getrennten Primordien entsteht, von denen das eine früher auftritt als das andere [1]), und bei Galanthus sind ja die beiden Spitzen der vereinigten zwei Blattgebilde auch im fertigen Zustande zu sehen. Dasselbe scheint nach dem Mitgetheilten auch bei Tulipa der Fall zu sein, da die Insertion der Einzel- und Doppelblätter, wie die ungleiche Länge der Einzelblätter und der beiden Spitzen der Doppelblätter dafür zu sprechen scheint. Gestützt wird diese Ansicht auch durch die entsprechenden Verhältnisse bei einigen nächsten Verwandten von Tulipa. So sind die obersten Blätter bei Fritillaria Meleagris öfters stark genähert, fast opponirt und bei arm- oder einzelblüthigen Exemplaren der verschiedenen Gagea-Arten findet man unterhalb der Blüthen zwei ungleiche, opponirte Hochblätter, während „bei Allium und Aganauthus die ganzen Inflorescenzen von einer aus 2—3 Hochblättern gebildeten, spathaartigen Hülle umgeben sind“ [2]).

Nach dem Mitgetheilten erscheint somit die Auffassung, dass das oberste Blatt von Tulipa, auf Grund der besprochenen Bildungsabweichungen, als ein aus zwei Blättern hervorgegangenes, spathaartiges Gebilde angesehen werden kann, ziemlich einleuchtend.

Einzelne Bildungsabweichungen bei spiralig stehenden Blättern habe ich noch bei folgenden Pflanzen beobachtet.

Calendula officinalis L. Von dieser Pflanze liegt mir ein eigenthümliches Doppelblatt vor; dasselbe steht nämlich in der Achsel eines gewöhnlichen Blattes, entspricht somit einem Achselsprosse oder hat sich vielmehr an Stelle eines solchen gebildet (Fig. 73, Taf. XVIII). Die beiden vereinigten Blätter sind nicht gleich gross und scheinen somit zweien, am Sprosse nacheinander folgenden Blättern zu entsprechen, ähnlich den bei Tulipa besprochenen Doppelblättern (Fig. 72). — Die Spreiten sind hier bis auf 60 mm vereinigt, von den beiden freien Theilen ist der eine 30, der andere 24 mm lang, und aus beiden verläuft je ein Mittelnerv bis fast in den Blattgrund getrennt.

---

1) Eichler, Blüthendiagramme I, p. 156.

2) Eichler, Blüthendiagramme I, p. 153.

Von Lycium sp. besitze ich auch ein Doppelblatt, das aus der bis zur Hälfte reichenden Vereinigung zweier gleich grosser Blätter entstand und wobei die beiden deutlichen Mittelnerven durchaus getrennt verlaufen und selbst im Stiel noch deutlich gesondert sind.

Weiter sammelte ich bei einer Salix sp. ein Doppelblatt; dasselbe fand sich an einem kräftigen Stocktrieb, an dem die Blätter regellos und stellenweise stark genähert standen. An einer Stelle fanden sich in fast gleicher Höhe scheinbar quirlig vier Blätter, von denen eins das Doppelblatt war. Hier wurden also auch in Folge Störung der Blattstellung sehr nahe zu einander zwei Blattprimordien angelegt, die dann bei der weiteren Entwickelung sich congenital vereinigten, so ein Doppelblatt bildend. Dasselbe ist 155 mm lang; die beiden getrennten Theile der Spreite sind nur je 35 mm lang, während die beiden Mittelnerven bis auf 105 mm getrennt verlaufen.

Ebenso fand ich bei Populus alba L. ein Doppelblatt, und zwar an einem kräftigen Triebe, der sich nebst anderen nach dem Köpfen eines jungen Bäumchens entwickelt hatte. An diesem Triebe waren zu unterst zwei Primärblätter in beinahe opponirter Stellung; dann folgten in verschiedener Höhe zwei Blätter — von denen das zweite das Doppelblatt —, die mit dem vorigen decussirt waren. Weiter oben standen zwei deutlich opponirte und mit den vorangehenden decussirte Blätter, die schon die Uebergangsform zu den typischen Blättern zeigten; auf dieselben folgten nun drei typische Blätter in $^1/_3$-Stellung. — Das Doppelblatt war aus der Vereinigung zweier Primärblätter entstanden, von denen das Eine eine Spreitenlänge von 80, das Andere von 70 mm zeigt; der vereinigte Theil beträgt 30 mm.

Die Primärblätter von Populus alba sind dreinervig, während die typischen Blätter 3—5nervig sein können. Das Doppelblatt zeigt nun zwei Mittelnerven, die bis in den Spreitengrund getrennt verlaufen und von denen nach der freien Seite hin je ein stärkerer Seitennerv abbiegt, während aus dem Winkel, den die beiden Mittelnerven im Spreitengrund miteinander bilden, ein Nerv ausgeht, der sich später gabelig verzweigt und je einen Zweig in je eine Spreite sendet, so auch hier, wie bei gewissen Doppelblättern von Morus gleichsam andeutend, dass er eigentlich, den zwei vereinigten Blättern entsprechend, zwei Seitennerven entspricht.

Der Stiel des Doppelblattes ist verhältnissmässig kurz, da er nur 12 mm beträgt, während hier bei den gewöhnlichen Blättern der Stiel meist halb so lang ist als die Spreite. Einerseits ist am Grunde des Stieles ein gewöhnliches, nur etwas grösseres Nebenblatt zu finden, andererseits aber ist das Nebenblatt bedeutend grösser und sitzt dem Blattstiel seiner ganzen Länge nach auf, so dass das Nebenblatt selbst mit der Blattspreite in Verbindung tritt. Dasselbe Verhalten zeigte sich auch bei einem gewöhnlichen Primärblatt und finden sich hier an Stocksprossen überhaupt oft stark vergrösserte Nebenblätter. Zweimal fand ich sogar die ersten Primärblätter stiellos, mit breiter Basis dem Stengel aufsitzend und ganz ohne Nebenblätter.

Magnolia sp. An einem Strauche, der in starkem Schatten stand, waren zwei Blätter kurz zweispitzig; der Mittelnerv bog in die eine Spitze ab, während in der anderen sich ein Seitennerv stärker ausbildete.

Ebenso fand ich ein zweispitziges Blatt bei Hieracium umbellatum L., Schilberszky bei H. magyaricum Näg. et Pet. und bei Pulmonaria officinalis L., und zwar war es hier ein Wurzelblatt.

Bei Plantago lanceolata L. findet man, wie bekannt, nicht selten gabelige Blüthenstände und an solchen Exemplaren fand ich manchmal auch einzelne Blätter zweispitzig.

Von Hedera Helix L. besitze ich ein Blatt (Taf. XVIII, Fig. 74), dessen Stiel sich in der oberen Hälfte in zwei Theile theilt und jeder trägt eine eigene Spreite; die eine ist dreinervig, die andere aber zweinervig und an der Spitze ausgebuchtet. Die normalen Blätter des Epheu sind bekanntlich fünfnervig und haben im Stiele fünf Gefässbündel. Das hier beschriebene Blatt hat im Stiel gleichfalls nur fünf Gefässbündel, entspricht somit einem einzelnen bis zur Hälfte des Stieles getheilten Blatte. Es ist jedenfalls bemerkenswerth, dass die Theilung eines sonst einfachen Blattes so weit gehen kann und dass sich dabei zwei ganz distincte Spreiten bilden, die je einem gewöhnlichen Blatte zu entsprechen scheinen.

Ein ähnliches Blatt besitze ich auch von Primula chinensis Lindl. (Fig. III). Bei demselben ist der Stiel bis auf 60 mm ungetheilt, um sich dann in zwei ungleiche Gabeläste (von 12 und 10 mm Länge) zu theilen, der rechte und stärkere trägt eine 50 mm lange und

ebenso breite, einem gewöhnlichen Blatte ähnliche Spreite, der linke, schwächere eine viel kleinere (22 mm lange und breite) Spreite, die auch gelappt ist und einem gewöhnlichen kleinen Blatte ähnelt. Dass hier eine Theilung des Blattes vorliegt, lässt sich, wie bei Hedera, gleichfalls aus den Blattnerven folgern. Beim gewöhnlichen Blatte von Primula chinensis treten mit dem Mittelnerv beiderseits je 2—3 Seitennerven in die Spreite. Bei dem getheilten Blatte sieht man nun in das grössere Blättchen ausser dem Mittelnerv rechts noch zwei, links aber nur einen Seitennerv eintreten; an dieser Seite steht aber das kleinere Blättchen, und in diesem finden wir den zweiten Seitennerv, hier natürlich einen Mittelnerv bildend. Dass derselbe aber nur ein Zweig des linken Seitennervs des grösseren Blättchens ist, kann man hier sehr deutlich verfolgen, da die Blattstiele von Pr. chinensis selbst im getrockneten Zustande sehr durchsichtig sind und den Verlauf der noch dazu roth gefärbten Gefässbündel sehr deutlich zeigen.

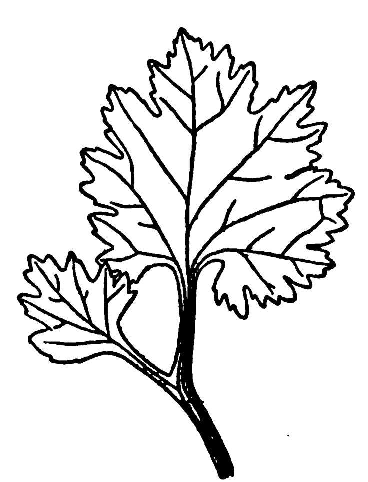


Fig. III, Primula chinensis.

Wir sehen also, dass in den zwei zuletzt beschriebenen Fällen ein Blattstiel an zwei gesonderten Stielchen zwei gesonderte Spreiten trägt, die man aber als durch Theilung hervorgegangen ansehen muss, da sie zusammen nur die Gefässbündel-Elemente eines gewöhnlichen einfachen Blattes enthalten. Aeusserlich ähnlich aussehende Bildungen können aber auch durch Vereinigung zweier Blätter entstehen; so glaube ich, dass das von Masters[1]) abgebildete „zweitheilige" Pelargonium-Blatt, soweit aus der Zeichnung geurtheilt werden kann, aus der Vereinigung zweier Blätter entstanden sei, obgleich das nur durch die Untersuchung des Blattstieles entschieden werden könnte; die Nervatur der beiden Spreiten

1) Masters, Pflanzenteratologie, deutsche Ausgabe von Udo Dammer, p. 83, Fig. 28.

spricht wenigstens für meine Auffassung. Masters hat überhaupt viele Doppelblätter als gespaltene oder getheilte Blätter aufgefasst, da in seinem Werke Doppelblätter gar nicht erwähnt werden.

Bei Persica vulgaris Mill. hat Schilberszky an einem Exemplare eine Menge abweichender Blätter gesammelt, die er mir zur Ansicht überlassen. Diese Blätter zeigten die Tendenz seitlich, doch nahe zur Spitze, mehr-weniger grosse Zähne oder Lappen auszubilden, wodurch oft deutlich zweispitzige bis gabelig-getheilte (Fig. 75) und dreispitzige bis dreitheilige Blätter entstanden. Bei den zweispitzigen und gabeligen endet der Mittelnerv gewöhnlich im Einschnitt und tritt dort manchmal auch frei hinaus (Fig. 75); für die beiden Spitzen bilden sich Seitennerven stärker aus. Bei den dreispitzigen und -theiligen endet der Mittelnerv immer in der mittleren Spitze.

Schliesslich noch einige hierher gehörige Fälle bei Farnen. So fand ich das Ende einer Blattfieder erster Ordnung von Pteridium aquilinum Kuhn (Pteris aquilina L.) gabelig getheilt; die Zweige waren 26 mm lang und trug jeder drei Fiederpaare zweiter Ordnung. — Bei dem in den Warmhäusern häufigen Aspidium molle Sw. (Asp. violascens Bolle) fand ich im hiesigen botanischen Garten einen Wedel, der an seiner Spitze in zwei Zweige getheilt war; der eine davon war 110 mm, der andere 80 mm lang. Letzterer war etwas zur Seite gebogen und erschien wie ein Seitenzweig des ersteren, der die directe Fortsetzung der gemeinsamen Blattspindel bildete. An derselben waren die Seitenfieder einzelstehend, d. h. nicht zu Paaren einander gegenübergestellt, wie es gewöhnlich zu sein pflegt. Die beiden Zweige verhielten sich diesbezüglich verschieden; der grössere trug mehrere Fiederpaare, während an dem andern die Fieder einzeln standen; an beiden waren aber die einander zugekehrten Fieder bedeutend kleiner als die übrigen. — Der Querschnitt der Blattspindel zeigte hier dieselben Verhältnisse wie beim gewöhnlichen, ungetheilten Wedel. Schilberszky fand bei diesem Farn auch gabelig getheilte Seitenfieder. — Ebenso fand er im Glashause des hiesigen botanischen Gartens einen gabeligen Wedel bei Asplenium (Diplazium) proliferum Lam., der dem eben beschriebenen von Aspidium molle ähnelt. Die Gabeläste sind 30 und 25 cm lang; unterhalb der Abzweigungsstelle stehen die Seitenfieder paarweise, während eben im Winkel,

den die beiden Aeste bilden, nach unten zu eine einzelne verhältnissmässig grosse Fieder zu finden ist, die eigentlich zweien zu entsprechen scheint, da jeder Gabelast mit einer einzelnen, auffallend kleinen und unregelmässig gebildeten Fieder beginnt, die jedoch einzelne Sori aufweisen, während dieselben auf der im Winkel der Gabeläste befindlichen Fieder gänzlich fehlen. Die übrigen Fieder der Aeste stehen meist paarweise, doch sind einzelne gleichfalls abnorm gebildet und viel kleiner als die übrigen.

Von Scolopendrium vulgare Sm. besitze ich einen in Fig. 76, Taf. XVIII abgebildeten Wedel, der bis zur Hälfte getheilt ist; der linke Zweig ist noch einmal, der rechte zweimal kurz gabelig getheilt; die Enden der Zweige aber sind faltig-kraus, in der Art, wie es bei der var. crispa verschiedener cultivirter Farne vorzukommen pflegt. Bei Scolopendrium wird auch eine v. crispa Willd. erwähnt, doch scheint der von mir beschriebene Wedel vielmehr der var. daedalea Döll. zu entsprechen[1]).

Von den im Vorstehenden abgehandelten Bildungsabweichungen der Blätter wurden diejenigen, die ich als doppelte und zweispitzige (getheilte) Blätter bezeichne, auch bisher schon öfter beobachtet und beschrieben, doch, wie ich glaube, nicht immer richtig aufgefasst, so dass über die Art ihres Zustandekommens die Meinungen nicht übereinstimmen, wie das auch schon aus der verschiedenen Bezeichnung dieser Gebilde hervorgeht. Doch will ich diesbezüglich aus der einschlägigen Literatur hier nur Einiges vorbringen. So spricht Moquin-Tandon[2]) von Spaltung der Blätter, beschreibt aber unter dieser Rubrik Blätter von Nerium Oleander, Scabiosa atropurpurea und Cerastium, die ich für Doppelblätter halte. Ebenso erwähnt auch Masters[3]) im Abschnitte über Spaltung oder Theilung (Fission) der Blätter mehrere solche, die

---

1) Siehe: Rabenhorst, Kryptogamenflora, 2. Aufl., Bd. III. Die Farnpflanzen von Luerssen, p. 122.

2) Pflanzenteratologie, deutsche Ausgabe von Schauer, 1842, p. 329.

3) Vegetable Teratology, London 1869 und deutsche Ausgabe von Udo Dammer, Leipzig 1886, p. 79.

Doppelblätter sein dürften. — Magnus[1]) beschreibt ein „dedoublirtes“ Laubblatt von Begonia Lapeyrousia, in dessen Achsel zwei Knospen zu finden sind, das aber nur zwei Stipulae hat, und von dem er weiter sagt, dass „der morphologische Ort dieser Doppelbildung und der Umstand, dass der doppelte, verwachsene Blattstiel nur an seinen freien Rändern je eine Stipula hat, zeigt aufs Klarste, dass wir es in diesem Fall mit der vollständigen Spaltung eines Blattes in zwei zu thun haben.“

Anschliessend an diese Mittheilungen zeigte dann A. Braun[2]) einige weitere Beispiele „zweitheiliger“ Blätter vor, indem er zugleich „die Erklärung solcher Doppelblätter durch Spaltung“ als unbezweifelbar hält, wenn dieselben bei spiraliger Anordnung der Blätter ohne jede Störung der Ordnung an der Stelle einfacher Blätter auftraten. Weiter aber wird gesagt, dass „oberwärts getheilte oder auch bis zum Grunde verdoppelte Blätter“ besonders häufig bei zweizeiliger Anordnung erscheinen, „für welche aber zum Theil vielleicht eine andere Erklärung, als die durch Spaltung oder Dedoublement möglich ist.“ „Schwieriger ist — meint Braun — die Entscheidung, ob Doppelblätter durch Theilung oder Verwachsung zu erklären sind bei quirlartiger Blattstellung. Wo bei der Aufeinanderfolge verschiedenzähliger Quirle, z. B. dreizähliger auf zweizählige, zwei Blätter des folgenden Quirls in eine einzige Lücke des vorangehenden fallen, da tritt häufig an der Stelle von zwei Blättern ein zweitheiliges auf, das ohne Zweifel durch Zusammenschiebung und Verwachsung der Blattanlagen zu erklären ist.“

Auch Frank[3]) behandelt unter der „Vervielfältigung der Blattorgane“ die hierher gehörenden Bildungen und erwähnt dabei die Chorise und das Dédoublement, von welch' letzterem er Folgendes sagt: „in diesem Falle muss man sich vorstellen, dass an dem für das Blatt oder Blättchen bestimmten Punkte schon anfänglich statt einer zwei neue gleiche Wachsthumsrichtungen aufgetreten sind. Bleiben dieselben während der ganzen Entwickelung von einander gesondert, so stehen zuletzt zwei getrennte, gleiche Organe an der

1) Siehe: Botanische Zeitung 1871, p. 218 und Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforsch. Freunde zu Berlin, Sitzung vom 17. Jan. 1871.

2) Bot. Zeitung 1891, p. 220.

3) Krankheiten der Pflanzen, Breslau 1880, p. 265—69.

Stelle. Es ist aber auch möglich, dass die beiden neuen Wachsthumsrichtungen, sobald sie sich weiter aus dem Mutterorgan herausarbeiten, beeinflusst durch den Mangel an Raum, miteinander verschmolzen hervortreten. Dies kann in verschiedenen Stadien der Anlegung stattfinden. Man kann sich denken, dass die beiden Höcker, welche die ersten Anlagen darstellen, schon ein Stück hervorgetreten waren, als sie da, wo sie sich am Grunde berührten, wirklich vereinigt zum Vorschein kamen. Da nun von dem ersten Höcker der Blattanlage hauptsächlich die oberen Parthieen des entwickelten Blattes abstammen, so muss hieraus ein Organ resultiren, welches in einem unteren Theile wie ein einfaches, weiter oben aber in zwei Stücke getheilt erscheint, die dem entsprechenden Stücke eines einfachen Blattes beziehentlich Blättchens analog gebildet sind. Man könnte diese Erscheinung als unvollständiges Dédoublement bezeichnen. Es lässt sich aber auch denken, dass die beiden neuen Wachsthumsrichtungen von Anfang an vereinigt auftreten als ein einfacher Höcker, der nur breiter als gewöhnlich ist. Dann kann natürlich nur ein einfaches Organ erscheinen; aber es ist denkbar, dass im Detail der Ausbildung desselben die im Ganzen unterbliebene Verdoppelung sich verräth. So sind vielleicht am naturgemässesten diejenigen Fälle hierher zu stellen, wo man in Blättern mehr Mittelrippen als normal beobachtet hat. Es leuchtet ein, dass die hier bezeichneten drei Grade von Dédoublement ohne Grenze ineinander übergehen. Und selbst zwischen Chorise und Dédoublement wird Derjenige keinen principiellen Unterschied erblicken, für den es kein genetisch begründetes Blattstellungsgesetz giebt, sondern der mit Schwendener annimmt, dass dort, wo der Vegetationspunkt grösseren Raum bietet, zur Ausfüllung desselben auch mehr seitliche Wachsthumsrichtungen als gewöhnlich sich in denselben theilen, welche dann, je nachdem es der Raum gestattet, völlig getrennt oder mehr oder weniger genähert oder verschmolzen auftreten. Endlich ist auch noch der Fall denkbar, dass an einem einfach angelegten Blattorgane während der Ausbildung desselben eine aussergewöhnliche Neubildung eintritt, die zwar unzweifelhaft als ein Theil des Ganzen, aber in der Form des Ganzen erscheint. Dieses kann vorkommen entweder in der Form der Dichotomie ..... oder in der Form der seitlichen Auszweigung .....“ In diesen Sätzen ist die von mir hier vertretene Anschauung schon angedeutet, doch meint dann Frank

weiter, dass „zu entscheiden, welcher der vorstehend erörterten Vorgänge in jedem Falle einer Vervielfältigung von Blattorganen zu Grunde liegt, stösst nun gerade in der Teratologie öfters auf Hindernisse", und darum sehen wir, dass auch weiter die Anschauungen über die hierher gehörigen Bildungen nicht übereinstimmen und bezüglich ihrer Bezeichnung nicht immer die richtigen Ausdrücke gewählt werden. Zugleich erwähne ich aber noch, dass wir es — wie ja aus meinen Angaben hervorgeht, und worauf ich noch zurückkommen werde — bei den von mir als Doppelblätter bezeichneten Gebilden nicht immer mit einer Vervielfältigung zu thun haben (siehe z. B. Taf. XIII, Fig. 6).

Von weiteren Literaturangaben erwähne ich noch Buchenau[1]), der doppelspreitige Laubblätter beschreibt, die er auch Doppelblätter nennt und die nach ihm durch Spaltung (Dédoublement, Chorisis) entstanden sind; zugleich erwähnt er auch bezüglich eines solchen Blattes die Aussage Čelakovszky's, die folgendermassen lautet: „ihr doppelspreitiges Tabaksblatt war ohne Zweifel durch Spaltung eines Blattes entstanden."

Neuestens hat Jännicke[2]) „gespaltene" Blätter bei Weigelia beobachtet, von denen er jedoch sagt, dass dieselben „nicht im eigentlichen Sinne als gespalten aus einer Blattanlage, sondern als verwachsen aus zwei Anlagen aufzufassen sind."

In morphologischen Handbüchern geschieht der hierher gehörigen Bildungen nur vereinzelt Erwähnung. So sagt Drude[3]): „sehr selten kommt es vor, dass paarige Blätter sich nebeneinander an einem Knoten entwickeln und alsdann miteinander verwachsen. In diesen Fällen passt auch für die vegetative Region der Ausdruck Verdoppelung, Dédoublement ausgezeichnet." Von Pax[4]) wird dagegen „der sog. Spreitenverdoppelung (doppelspreitiger Blätter) Erwähnung gethan, d. h. der Blätter, welche zwei Spreiten besitzen," und diesbezüglich Folgendes gesagt: „ob dieses Vorkommen auf einer (überdies selten auftretenden) Verwachsung zweier Blätter oder auf einer Spaltung ursprünglich einfacher Anlagen beruht, muss für jeden Einzelfall speciell untersucht werden. Das Studium der

1) Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1888, p. 187.
2) Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1891, p. 266.
3) Siehe: Schenk, Handbuch d. Botanik I, p. 624.
4) Pax, Allgemeine Morphologie der Pflanzen, 1890, p. 92.

Blattstellung, die Orientirung der Nebenblätter und das eventuelle Vorkommen von Achselknospen liefert Kriterien, nach welchen die Frage zu lösen ist, wenngleich nicht geleugnet werden kann, dass die Spaltung des Blattes sich nicht nur auf das Blatt selbst, sondern bisweilen auch auf dessen Achselspross erstreckt."

Wie nun aus dem Mitgetheilten hervorgeht, werden dedoublirte, doppelspreitige und Doppelblätter erwähnt, die durch Spaltung (Theilung) entstanden sind, es werden „gespaltene" Blätter beschrieben, die eigentlich als „verwachsen" aufzufassen sind, und wenn paarige Blätter an einem Knoten miteinander „verwachsen", so soll dafür der Ausdruck „Verdoppelung, Dédoublement" ausgezeichnet passen.

Diese Ausdrucksweise ist nun gewiss nicht sehr gut gewählt oder entspricht wenigstens nicht genau dem Sprachgebrauche. Denn doppelt ist, was aus zwei, je einem Ganzen entsprechenden Theilen besteht, und gespalten (getheilt) nennt man das, dessen Theile als Hälften eines Ganzen erscheinen. Bezüglich des Dédoublements aber lautet Moquin-Tandon's ursprüngliche Definition folgendermassen: „ainsi lorsqu' à la place d'une étamine, qui existe ordinairement dans un symetrie organique (s. o. = Bauplan), on trouve plusieurs étamines, celles ci sont plusieurs par dédoublement ou par multiplication"[1]. Die ursprüngliche Auffassung des Dédoublement ist also die einer Vervielfältigung oder Vermehrung, und da man dieselbe sich als aus der Spaltung einer ursprünglichen Anlage hervorgegangen vorstellte, so kam es, dass man die Ausdrücke: Dedoublement, Verdoppelung, Chorise, Spaltung, oft als gleichwerthig gebraucht. Doch frage auch ich mit Goebel (l. c.), ob wir ein Recht zu obiger Vorstellung bezüglich des Dédoublements haben. — „Sie beruht zunächst rein auf einer Vergleichung. Man kann ebenso gut sagen, wenn eine Frau Zwillinge gebiert, so ist das ein Dédoublement, weil man dann an Stelle eines Kindes zwei vorfindet. Es fragt sich aber, wenn der Ausdruck einen greifbaren Sinn haben soll: sind die Zwillinge entstanden durch Spaltung einer Embryonalanlage oder durch Befruchtung und Weiterentwickelung zweier unabhängig von einander entstandener Eier?"

Diese Fragen sind gewiss sehr berechtigt, doch besitzen wir zur Erledigung derselben nicht immer die entscheidenden Kriterien.

1) Siehe: Goebel in Schenk, Handb. d. Bot., III, 1, p. 297.

Für die hierher gehörigen Blätter glaube ich aber ein solches Kriterium gefunden zu haben, welches die betreffenden Fragen entsprechend löst.

Wie nämlich aus meinen Untersuchungen hervorgeht, findet man Blätter, die an einem Stiele eine mehr-weniger stark in zwei Theile — jeder mit entsprechendem Mittelnerv — gesonderte Spreite tragen und dass in diese Blätter doppelt soviel oder doch mehr Gefässbündel eintreten als in die gewöhnlichen; es sind dies also wirkliche Doppelblätter, die aus der Vereinigung zweier Blätter hervorgegangen sind[1]). Daneben kommen dann äusserlich ähnlich aussehende Blätter vor, die oft selbst bis in den Stiel in zwei Theile getrennt sein können, in welche aber dennoch nur die den gewöhnlichen Blättern entsprechende Anzahl von Gefässbündeln eintritt und die daher nur als getheilte (eventuell zwei- bis mehrspitzige) Blätter aufgefasst werden können.

Die Doppelblätter können nun entweder so auftreten, dass sie aus der Vereinigung zweier ursprünglicher Blätter abgeleitet werden können, so wenn am Ende eines Zweiges mit opponirten Blättern statt zweier Blätter ein Doppelblatt auftritt (Taf. XV, Fig. 34) und in Fällen, wo, wie in Fig. 6 (Taf. XIII) und bei spiralig gestellten Blättern vielleicht allgemein, bei gestörter Blattstellung ein Doppelblatt auftritt, durch dessen Sonderung in seine zwei Theile die gestörte Blattstellung wieder hergestellt werden kann. Oder die Doppelblätter erscheinen bei ungestörter Blattstellung: so als Glieder normaler Quirle (Fig. 7, Taf. XIII, Fig. 21, Taf. XIV) und deuten dann eine Vermehrung der Gliederzahl an. Doch da diese Doppelblätter, sowohl was ihre äussere Ausbildung als auch die Zahl der in sie

1) Dr. M. Kronfeld hat eine kurze Mittheilung über das Doppelblatt (Diphyllum) publicirt (Verhandl. der zool.-bot. Gesellschaft in Wien 1887, Sitzungsberichte, p. 74). Er unterscheidet ein Epi- und Para-Diphyllum, doch nur sein Paradiphyllum geminum, von welchem er sagt, dass es „auf wirkliche Verwachsung benachbarter Blattanlagen zurückzuführen", entspricht dem, was ich Doppelblatt nenne. Doch können auch beim Epidiphyllum wirkliche Doppelblätter vorkommen, wie es der von mir beschriebene Fall bei Morus nigra zeigt (p. 464). Dagegen sind die Blätter von Urtica fissa (Boehmeria biloba), die Kronfeld auch anführt, keine Doppelblätter.

tretenden Gefässbündel betrifft, mit den früheren, deren Stellung schon ihre Entstehung aus zwei Blättern anzeigt, ganz übereinstimmen, so muss auch für diese eine Entstehung aus zwei ursprünglichen Anlagen oder Primordien angenommen werden. Es sind also in diesem Falle wirklich an der Stelle, wo sonst nur ein Blatt steht, zwei aufgetreten, die jedoch den Raumverhältnissen entsprechend nicht immer sich gesondert ausbilden können, sondern sich mehr-weniger congenital vereinigen. Dass hier wirklich eine Vermehrung der Blätter angedeutet ist, ergiebt sich auch daraus, dass bei quirliger Blattstellung auf Doppelblätter sehr oft Quirle höherer Zahl auftreten. Wenn man nun will, so hat hier Verdoppelung oder Dédoublement stattgefunden, obwohl ich diesen Ausdruck hier lieber gemieden sehen möchte, da er, wie ich glaube, zu falschen Auffassungen führt. So sind bei dem Doppelblatt in Fig. 6 (Taf. XIII) wohl auch an einer Stelle statt einem zwei Blätter aufgetreten, doch hat hier keine Blattvermehrung oder Verdoppelung stattgefunden und ebensowenig in dem Falle, wenn opponirte Blätter an einem Knoten sich zu einem Doppelblatt vereinigen, wie in Fig. 34 und 35 (Taf. XV); hier kann doch also wohl nicht von Dédoublement gesprochen werden, und doch ist dieser Ausdruck auch in solchen Fällen gebraucht worden, obgleich ja hier keine Vermehrung, sondern vielmehr eine Verminderung der Blattzahl eingetreten ist.

Da nun getheilte oder zweispitzige Blätter äusserlich wirklichen Doppelblättern ähnlich sehen können, so muss die Entscheidung, ob Theilung (Spaltung) eines Blattes oder Vereinigung zweier Blätter vorliegt, wie schon Pax richtig bemerkt, „in jedem Einzelfall auf Grundlage specieller Untersuchung getroffen werden," doch sind die von ihm diesbezüglich erwähnten Kriterien (p. 484) nach meinen Beobachtungen nicht ausreichend und auch nicht immer entscheidend.

Was nun zuerst die Blattstellung betrifft, so haben wir gesehen, dass wirkliche Doppelblätter sowohl bei ungestörter, normaler Blattstellung als auch bei gestörter auftreten können. Das erstere vielleicht allgemein bei quirliger Stellung (Nerium, Weigelia, Lonicera etc.), das letztere zumal bei Spiralstellung (Morus, Cydonia etc.) und nur seltener bei Pflanzen mit quirliger (inbegriffen opponirter) Blattstellung (Weigelia Fig. 6, Taf. XIII und Cornus). Oefters kommt es vor, dass am Ende von Zweigen mit opponirter Blattstellung statt einem Blattpaare ein Doppelblatt auf-

tritt (Fig. 29 und Fig. 34, Taf. XV); ja bei Philadelphus konnte ich sogar ein dreifaches Blatt nachweisen (Fig. 26, Taf. XIV).

Bezüglich des zweiten Kriteriums, nämlich der Nebenblätter, fand ich, dass dieselben bei Doppelblättern immer nur in Zweizahl vorhanden sind und die gewöhnliche Orientirung zeigen, höchstens dass sie etwas grösser erscheinen können als bei den einfachen Blättern (Fig. 55, d, Taf. XVII).

Das dritte Kriterium von Pax, die Achselknospen endlich, sind hier durchaus nicht entscheidend; denn in der Achsel der Doppelblätter finden sich bald zwei Knospen, so bei Weigelia, Lonicera, Syringa und anderen, bald aber stets nur eine, so bei Morus, wo selbst, wie ich schon oben erwähnte (p. 462), in dem Fall, wenn zwei ganz gesonderte Blätter knapp nebeneinander zu stehen kommen, doch nur eine Achselknospe sich bildet, die dann auch zwischen beide Blätter zu stehen kommen kann. Dass bei Morus in den erwähnten Fällen nur eine Knospe entsteht, dürfte wohl hier mit der Anordnung der Blattspuren in Zusammenhang stehen.

Gegenüber der Unsicherheit erwähnter Kriterien — die aber nichtsdestoweniger gleichfalls in Betracht zu ziehen sind — bietet das von mir hier aufgestellte Kriterium, nämlich die Untersuchung der in die fraglichen Blätter eintretenden Gefässbündel, Anhaltspunkte, nach welchen die Frage, ob Vereinigung zweier Blätter oder Theilung eines Blattes vorliegt, fast immer bestimmt entschieden werden kann. — Bis jetzt wurde die anatomische Methode, soweit mir bekannt, in der Teratologie noch nicht angewendet, doch da sie, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, auch hier zu entsprechenden Ergebnissen geführt, dürfte sie, richtig angewendet, vielleicht auch in rein morphologischen Fragen von Erfolg begleitet sein (siehe Anhang).

Was nun die in ein Doppelblatt tretenden Gefässbündel betrifft, so kann deren Zahl und Ausbildung, sowohl nach den einzelnen Pflanzen als nach der Art, in welcher die ein Doppelblatt bildenden Blätter vereinigt sind, verschieden sein. — Bei Pflanzen, in deren gewöhnliche Blätter nur ein Gefässbündel eintritt (Nerium, Asclepias, Vincetoxicum, Hoya, Syringa), zeigen die Stiele der Doppelblätter zwei Bündel, die selbst in solchen Fällen, wo die Vereinigung der beiden Blätter eine so innige ist, dass sie nur durch zwei mehr-weniger deutliche Spitzen angedeutet erscheint,

doch zu erkennen sind (Fig. 3, 4 und 3a). Dagegen tritt z. B. bei Nerium in ein durch Theilung zweispitzig gewordenes Blatt (Fig. 5), bei dem die zwei Spitzen viel deutlicher hervortreten als bei dem in Fig. 4 abgebildeten Doppelblatt, nur ein Gefässbündel ein, dass sowohl was seine Ausbildung als Grösse betrifft, ganz dem in ein gewöhnliches Blatt tretenden Bündel entspricht.

Wo mehrere Gefässbündel in ein gewöhnliches Blatt eintreten, dort können die Doppelblätter entweder doppelt soviel Bündel aufweisen (Weigelia, Fig. 8a; Lonicera, Fig. 13 und 14; Philadelphus, Fig. 30, a), oder zwei derselben vereinigen sich zu einem deutlichen Doppelbündel (Weigelia, Fig. 9; Pirus, Fig. 58), oder es tritt statt diesem Doppelbündel nur ein einfaches auf, das bei inniger Vereinigung der beiden Blätter sich nur schwach ausbildet (Weigelia, Fig. 10; Lonicera, Fig. 18). Ja es kommt vor, dass dieses Bündel im Blattstielgrund vorhanden ist, dagegen im Stamm unter den Blattspur-Bündeln fehlt, so dass die Blattspur um zwei Bündel weniger aufweist als zwei Blättern entsprechen würde (Weigelia, Fig. 10 und 11). Bei Morus aber findet man im Blattstielgrund eines Doppelblattes eine solche Ausbildung und Vertheilung der Gefässbündel, wie sie genau zwei Blättern entspricht (Fig. 47, Taf. XV), und dennoch bestehen im Stamm die Blattspuren des Doppelblattes statt aus sechs nur aus vier Bündeln (Fig. 46), was wohl damit zusammenhängt, dass hier die Blattspuren eines gewöhnlichen Blattes fast $^2/_3$ des Stengelumfanges einnehmen und somit die Raumverhältnisse es nicht gestatten, dass bei Doppelblättern alle Bündel der beiden Blattspuren zur Ausbildung kommen, ja dies selbst dann nicht geschieht, wenn zwei Blätter nur knapp nebeneinander stehen, da dann die Blattspuren nur aus fünf Bündeln bestehen (Fig. 50).

Demgegenüber erhalten getheilte (zweispitzige) Blätter, wenn sie äusserlich auch noch so sehr an Doppelblätter erinnern (Syringa, Fig. 23; Philadelphus, Fig. 32, c; Tilia, Fig. I, S. 451) und wenn die Theilung auch noch so tief geht, nur die einem einfachen Blatte entsprechende Zahl von Gefässbündeln. Ja die Theilung kann selbst bis in den Blattstiel reichen und zur Bildung distincter Blättchen führen, ohne dass im gemeinsamen Theile des Stieles mehr Gefässbündel vorhanden wären, als einem einfachen Blatte entsprechen. Wie das bei dem in Fig. 74 (Taf. XVIII) abgebildeten Hedera-Blatte der

Fall war, bei welchem auch die beiden Blättchen deutlich zeigen, dass sie nur Hälften eines Ganzen sind, da ihre Hauptnerven nur zusammen die einem einfachen Blatte entsprechende Zahl geben, nämlich einerseits drei, andererseits zwei, zusammen also fünf, und deshalb sind auch im Stiel nur fünf Gefässbündel zu finden, wie sie einem gewöhnlichen Hedera-Blatte entsprechen.

Uebergehend auf die Art, wie man sich die Entstehung der Doppelblätter vorzustellen hat, erwähne ich vorerst, dass die ersten Anfänge gewöhnlicher Blätter, die Blatt-Primordien, wie bekannt, an einem in Entwickelung begriffenen Vegetationskegel gewöhnlich einzeln auftreten und dass in jedem Primordium die entsprechenden Gefässbündel sich schon sehr früh entwickeln; gewöhnlich nehmen sie im Grunde des Primordiums ihren Ursprung und entwickeln sich von dort während der Ausbildung des Primordiums zum Blatte, einerseits zu dessen Nervatur, andererseits schliessen sie sich im Stamm als Blattspuren den schon vorhandenen Gefässbündeln an.

Bei der Bildung der Doppelblätter muss man annehmen, dass zwei Primordien mehr-weniger nahe zu einander entstehen und dass nun im Grunde eines jeden die entsprechenden Gefässbündel gesondert angelegt werden; in Folge der grossen Nähe können sich aber nicht zwei Einzelblätter bilden, wie es den zwei Primordien entsprechen würde, sondern es entsteht ein mehr-weniger vereinigtes Doppelblatt, das aber zwei Hauptnerven aufweist, da sich dieselben schon in den zwei Primordien gesondert bildeten. Die Art der Ausbildung der einen Hauptnerven zusammensetzenden Gefässbündel hängt nun theils davon ab, aus wieviel solcher Bündel ein Hauptnerv besteht und dann wie innig die Vereinigung der beiden Blätter ist. — Der einfachste Fall ist wohl der, wenn der Hauptnerv nur aus einem Gefässbündel gebildet wird, wie bei Nerium etc., wo dann im Stiel des Doppelblattes, selbst wenn die Vereinigung der beiden Blätter eine so innige ist, wie sie die in Fig. 3 und 4 abgebildeten Blätter zeigen, die beiden Gefässbündel dennoch zu erkennen sind (Fig. 3a).

Wird der Hauptnerv aus mehreren Gefässbündeln zusammengesetzt, so können sich dieselben bei einer gewissen Entfernung der beiden Primordien in der ihnen entsprechenden Anordnung derart ausbilden, dass wir dann im Stielgrund des Doppelblattes doppelt soviel Bündel antreffen, als einem einfachen Blatte entsprechen

(z. B. Lonicera, Fig. 13 und 14). Rücken die beiden Primordien näher zu einander, so können zwei Bündel der Hauptnerven sich nur mehr derart ausbilden, dass sie zu einem mehr-weniger deutlichen Doppelbündel werden (Weigelia, Fig. 8a und 9; Pirus, Fig. 58), dessen wahre Natur sich oft auch darin verräth, dass es in gewissen Fällen sich im weiteren Verlaufe, im Blattstiele, wirklich in zwei Theile sondert (siehe p. 436). Entstehen die beiden Primordien noch näher zu einander, so kann sich an der Stelle zweier Bündel der Hauptnerven nur mehr eins entwickeln, das manchmal noch durch seine Grösse sich als Doppelbündel verräth, in anderen Fällen aber klein bleibt (Weigelia, Fig. 10; Lonicera, Fig. 18). Ja es kommt vor, dass dieses kleine Bündel im Blattstielgrund des Doppelblattes vorhanden ist (Weigelia, Fig. 10), aber im Stamm unter den Blattspuren fehlt (Weigelia, Fig. 11, d). Dies zeigt, dass sich in diesem Falle im Grunde der beiden Primordien noch fünf Bündel entwickelten, nach dem Stamm hin aber für das fünfte, kleine Bündel kein Raum mehr zum Anschluss an die Stammbündel vorhanden war. Aus dem gleichen Grunde zeigt daher auch bei Morus der Blattstielgrund eines Doppelblattes eine Anordnung der Gefässbündel, wie sie zwei Blättern entspricht (Fig. 47, Taf. XVI), während die Blattspuren hier statt aus sechs nur aus vier Bündeln bestehen (Fig. 46), was hier übrigens, wie schon öfter erwähnt wurde, auch damit zusammenhängt, dass bei Morus die Blattspuren eines Blattes fast $^2/_3$ des Stammumfanges einnehmen (Fig. 42).

Im gemeinsamen Theil der Blattspreite eines Doppelblattes findet man gewöhnlich keine Andeutung, dass hier die Vereinigung zweier Theile vorliegt, höchstens dass der Theil zwischen den beiden Mittelnerven etwas gewellt ist.

Eigentlich kann ja auch hier nicht von einer Verschmelzung zweier gesonderter Theile die Rede sein, sondern die unteren Parthieen der zwei einander sehr nahe stehenden Primordien bilden sich während ihrer weiteren Entwickelung gemeinsam aus, und es tritt hier also ein, was man in der Morphologie als congenitale Verwachsung oder Vereinigung bezeichnet.

Diese gemeinsame Bildung des unteren Theiles der Doppelblätter zeigt sich auch in der Nervatur dieses Theiles, zumal zwischen den beiden Mittelnerven, da dieselbe als ein die Nervatur der beiden

vereinigten Blätter verbindendes Netz ausgebildet ist und meist keine Spur von Verschmelzung aufweist (Fig. 12, 22, d, 38, 61). Oft kommt es vor, dass zwischen den beiden Mittelnerven ein Seitennerv sich nahe zum Einschnitt des Doppelblattes dichotom theilt und dass diese Zweige rechts und links mit dem Nervennetz der beiden Spreiten in Verbindung treten (Fig. 7, d′, 12). Bei Pflanzen, in deren Blätter mehrere Hauptnerven eintreten, wie z. B. bei Morus, bildet sich bei Doppelblättern, wie schon erwähnt, innerhalb der beiden Mittelnerven statt zweier seitlicher Hauptnerven gar keiner oder nur einer aus und dieser entspringt dann aus dem Winkel, den beide Mittelnerven bilden, und verzweigt sich nahe zum Einschnitt des Doppelblattes gleichfalls dichotom, beiderseits seine Zweige aussendend, so das Nervennetz beider Spreiten verbindend und gleichsam andeutend, dass er eigentlich einem Doppelnerven entspricht (Fig. II).

Bei der Bildung zweispitziger (getheilter) Blätter tritt nur ein Primordium auf, und nachdem dessen entsprechende Gefässbündel sich gebildet, tritt an der Spitze oder Seite des Primordiums neben der ursprünglichen eine oder mehrere neue Wachsthumsrichtungen auf, so dass in Folge davon die sich entwickelnde Blattspreite dichotom zweispitzig wird (Fig. 5, 23, 24, 75) oder gelappt (Fig. 63) oder mehr-weniger getheilt erscheint (Fig. 19, 32, c, 33). Den einzelnen Spitzen entsprechend bilden sich dann einzelne Seitennerven stärker aus, wodurch manchmal an Doppelblätter erinnernde Bildungen entstehen können (Fig. 23, 24, 32, b, c). Doch da hier die neuen Spitzen sich erst dann ausbilden, wenn im Blatt-Primordium das (oder die) dem Hauptnerven entsprechende Gefässbündel bereits angelegt ist, so findet man im Stiel dieser Bildungen nur die einem einfachen Blatte entsprechende Zahl von Gefässbündeln, und dasselbe zeigt sich auch bei den Blattspuren. — Bei Blättern mit gezähntem Rande können auch durch das stärkere Wachsthum einzelner Zähne an Doppelblätter erinnernde zweispitzige (oder mehrspitzige) Blätter entstehen, so bei Philadelphus (Fig. 32, a, b, c), Tilia (Fig. I) und anderen Pflanzen als Bildungsabweichung, bei Boehmeria (Urtica) biloba typisch (siehe p. 452).

Die hier abgehandelten Bildungsabweichungen und zumal Doppelblätter sammelte ich besonders an Zweigen, die nach dem Beschneiden oder Stutzen austreiben, einzeln finden sie sich auch anderwärts. An oft beschnittenen Maulbeerbaum-Hecken und an stark gestutzt

gewesenen Sträuchern von Lonicera fragrantissima treten die Doppelblätter so häufig auf, dass sie fast an jedem Triebe zu finden sind und zumal bei Lon. fragr. beobachtete ich sie dutzendweise. Erwähnen muss ich aber noch, dass sowohl die erwähnten Pflanzen als auch Weigelia und andere, an denen ich öfters Bildungsabweichungen der Blätter beobachtete, auch einen mehr schattigen Standort hatten.

Dass an Trieben, die nach dem Stutzen austreiben, häufiger Doppelblätter gefunden werden, kann vielleicht darin seine Erklärung finden, dass in Folge des Stutzens solche Knospen, welche unter normalen Verhältnissen sich entweder gar nicht oder nur zu schwächeren Seitenzweigen entwickelt hätten, nun in Folge der in sie reichlicher eintretenden Nahrung zu stärkeren und meist senkrechten Trieben sich ausbilden. Bei vielen Pflanzen finden wir aber an den wagrechten oder schiefen Seitenzweigen eine andere Blattstellung als an den stärkeren, senkrechten. In den nach dem Stutzen sich entwickelnden Trieben kommt sonach die ursprüngliche Anlage (zur Bildung mehr-weniger wagrechter Seitenzweige) mit der durch die reichlichere Nahrungszufuhr hervorgerufenen Tendenz (zur Entwickelung kräftiger, aufrechter Triebe) gleichsam in Conflict, was natürlich nicht nur eine Störung der Blattstellung, sondern auch andere Bildungsabweichungen hervorrufen kann. — Dies gilt zumal dann, wenn Doppelblätter bei gestörter Blattstellung auftreten.

So findet man bei Morus Doppelblätter besonders an solchen Stellen, wo die Divergenz $^1/_2$, welche an wagrechten Seitenzweigen gewöhnlich ist, in $^1/_3$ oder $^2/_5$ übergeht, die an senkrechten Zweigen von Morus oft zu beobachten ist.

Bei wirteliger Blattstellung können ausserdem Doppelblätter auch dadurch entstehen, dass in einem Wirtel mehr Blätter als gewöhnlich entstehen und den Raumverhältnissen entsprechend das überzählige Blatt entweder so nahe zu einem anderen auftritt, dass zwischen beiden eine mehr oder weniger innige congenitale Vereinigung, also die Bildung eines Doppelblattes zu Stande kommt, oder das neue Blatt kann sich gesondert ausbilden, so dass die Zahl der Wirtelglieder vermehrt wird. So findet man beim Oleander neben dreiblättrigen Wirteln manchmal auch vierblättrige und bei Weigelia, Lonicera und anderen Pflanzen mit gegenständigen Blättern (also zweigliedrigen Wirteln) treten nicht selten auch 3—4blättrige Wirtel auf. In solchen Fällen gehen den Wirteln

höherer Zahl solche niederer Zahl voran, in denen oft ein bis zwei Doppelblätter anzutreffen sind, so dass dieselben als Uebergänge von Wirteln niederer Zahl zu solchen höherer Zahl angesehen werden können. Auch in diesen Fällen hat das Stutzen insofern einen Einfluss auf die Bildung von Doppelblättern und anderen Bildungsabweichungen, dass dadurch gewissen Trieben mehr Nahrungsstoff zugeführt wird, und dementsprechend sich an denselben auch mehr Blätter als gewöhnlich in einem Wirtel bilden können, die dann den sonstigen Verhältnissen entsprechend entweder zur Bildung von Doppelblättern oder zu Wirteln höherer Zahl führen. Man könnte sonach glauben, dass diese Abweichungen besonders an sehr kräftigen Sprossen müssten zu finden sein, doch dem ist nicht immer so. Bei Weigelia und Lonicera sind 3—4gliedrige Wirtel an kräftigen Stock- und Wassertrieben wohl oft zu finden, und bei Weigelia und zumal bei Lonicera fragrantissima treten dabei auch sehr oft Doppelblätter auf; bei Lonicera tatarica aber, die auch nicht selten Triebe mit dreigliedrigen Wirteln entwickelt, sind Doppelblätter nicht zu finden und beim Oleander haben selbst die kräftigsten Wurzeltriebe gewöhnlich nur dreiblättrige Wirtel.

Dass äussere Einflüsse und gewaltsame Eingriffe die normale Entwickelung der Pflanzen oft sehr auffallend beeinflussen und zur Entstehung von Missbildungen und anderen Abweichungen führen können, ist ja bekannt; einige hierher gehörige Fälle will auch ich hier kurz anführen.

So wurden hier in einer Gasse alle, ungefähr 25—30jährige Ailanthus-Bäume geköpft, und zwischen den nachher sich entwickelnden Trieben waren sehr viele fasciirt, so dass fast an jedem Baume ein bis zwei zu sehen waren. Dasselbe beobachtete ich auch an stark zurückgeschnittenen Sträuchern von Amorpha fruticosa und Hedysarum penduliflorum, bei denen mehrere Exemplare lauter fasciirte Triebe entwickelten.

Weiter sah ich, dass ein älterer Elaeagnus-Baum nach dem Stutzen lauter hängende Zweige entwickelte, und Aehnliches kommt auch bei anderen Bäumen vor.

Die Wurzel- und Wassertriebe vieler Pflanzen tragen gewöhnlich anders geformte Blätter als die normalen Zweige, wofür die Zerreiche und die Maulbeere als allgemein bekannte Beispiele angeführt werden können.

Buchenau[1]) beschreibt eine „eichenblättrige" Form der Hainbuche und sagt, dass deren „kleine, gelappte Laubblätter direct als Hemmungsbildung bei ungenügender Ernährung oder Vegetation auf Bäumen entstehen, welche bis dahin normale Zweige und Laubblätter besessen haben."

Doch selbst auffallendere Veränderungen können bei manchen Pflanzen durch äussere Eingriffe hervorgerufen werden. — So wurden hier beim Umbau des ungar. National-Theaters zwei ungefähr 25-jährige Rosskastanien, die vor dem Theater standen, schon belaubt auf eine Promenade verpflanzt; die eine ging bald darauf zu Grunde, die andere trug seitdem jährlich viel kleinere, aber ganz gefüllte Blüthen. Dieser Baum blühte jährlich zweimal und starb voriges Jahr ab.

Als ich in München bei Prof. Nägeli (1869) arbeitete, erhielt ich von Pfarrer Ohmüller, der ein eifriger Botaniker war, zwei Weidenzweige, die vom selben Baume stammten und von denen der eine männliche, der andere weibliche Blüthenkätzchen trug. Eine Salix viminalis nämlich, die im landwirthschaftlichen Garten zu München seit wenigstens 10 Jahren männlich blühte, entwickelte nach dem Stutzen ihrer Zweige im April 1869 Triebe mit lauter weiblichen Blüthen.

Ein weiterer hierher gehöriger Fall bezieht sich auf den beim Mais gewöhnlichen teratologischen Fall, wonach in deutlichen männlichen Blüthenständen auch Samenkörner und in verzweigten weiblichen Kolben auch männliche Blüthen anzutreffen sind[2]). Nach meinen Beobachtungen tritt diese als Heterogamie bezeichnete Abweichung besonders an Seitentrieben auf, die beim Mais aus den untersten Knoten, die durch das Behäufeln unter die Erde gelangen, oft zu entstehen pflegen und die von den Landwirthen meist abgebrochen werden, da nach ihrer Erfahrung an diesen Trieben meist keine normal ausgebildeten Kolben entstehen. Diese Triebe, die ihrer Stellung und ursprünglichen Anlage nach zu weiblichen Blüthenkolben hätten werden sollen, werden dadurch, dass ihr unteres Ende unter der Erde sich befindet und sich auch selbstständig bewurzeln kann, zu längeren Zweigen mit gestreckten Internodien; stellen also gleichsam eine selbstständige Maispflanze vor, deren Streben es daher ist, an ihrer Spitze eine männliche, also verzweigte

1) Buchenau in Bot. Zeitung 1891, p. 103.

2) Siehe auch die Angaben von Dietz in Bot. Centralbl. Bd. X (1882, VI), p. 413.

Inflorescenz zu bilden. Da diese Triebe aber zugleich einem Seitenzweig entsprechen, der seiner ursprünglichen Anlage nach zu einem weiblichen Blüthenkolben hätte werden sollen, so findet man am Ende derselben gemischte Blüthenstände. Die ursprüngliche Anlage kam somit auch hier mit der durch die geänderte Ernährungsweise hervorgerufenen Tendenz gleichsam in Conflict, was dann Störungen in der normalen Ausbildung der Blüthen hervorruft.

Je länger und je selbstständiger diese aus den untersten, unter Erde befindlichen Knoten sich entwickelnden Seitentriebe sind, desto mehr entspricht die an ihrer Spitze befindliche Inflorescenz einer männlichen, in der nur einzelne Samenkörner vorkommen, und je kürzer sie sind, desto mehr wird die Inflorescenz zu einem mehrweniger verzweigten Kolben, der gewöhnlich aus einem mittleren, rein weiblichen Theil besteht, den aus seiner Basis rundherum entspringende Zweige umgeben, die rechts und links je zwei Zeilen von Samenkörnern aufweisen und nur an ihrer Spitze Ueberreste männlicher Blüthen tragen. — Es wäre nicht uninteressant, die näheren Umstände dieser hier mitgetheilten Bildungsabweichung, zumal nach den Anschauungen von Sachs über „Stoff und Form der Pflanzenorgane", zu erforschen.

Inwiefern äussere Einflüsse und Eingriffe dauernde Veränderungen an den Pflanzen hervorrufen können, ist bis jetzt eine noch unentschiedene Frage der Botanik.

Budapest, April 1892.

Anhang. Im Anschluss an meine hier mitgetheilten Untersuchungen ging ich nun daran, die hier von Erfolg begleitet gewesene anatomische Methode auch bei anderen morphologischen Fragen anzuwenden. Und zwar that ich dies vor Allem bei der Cruciferen-Blüthe, um besonders bezüglich des hier angenommenen Dédoublements auf anatomischer Grundlage ins Reine zu kommen. Meine bisherigen diesbezüglichen Untersuchungen haben schon bis jetzt zu einem entsprechenden Resultate geführt, doch musste ich dieselben wegen verschiedener hindernder Umstände leider unterbrechen und bin auch nicht in der Lage darüber hier — wie ich es vor hatte — Mittheilung zu machen, sondern muss mir dieselbe für später vorbehalten.

Budapest, 12. Nov. 1892. Prof. Julius Klein.

Erklärung der Abbildungen.

(Die Abbildungen sind zu verschiedenen Zeiten von einigen meiner gewesenen Hörer [als: A. Lendl, R. Kohaut, L. Hollós und R. Francé] und theilweise von mir gezeichnet worden, was ich bei den einzelnen Figuren mit Kl. angegeben habe.)

Tafel XIII.

Fig. 1—5. Nerium Oleander.

Fig. 1—4. Verschieden ausgebildete Doppelblätter.
Fig. 1 a. Querschnitt durch den Stiel von dem Blatte in Fig. 1.
Fig. 2 a. Querschnitt durch den Stiel von dem Blatte in Fig. 2.
Fig. 3 a. Querschnitt durch den Stiel von dem Blatte in Fig. 3 und 4.
Fig. 5. Zweispitziges Blatt.

Fig. 6—11. Weigelia rosea.

Fig. 6. Ein Zweig mit alternirender Blattstellung und einem Doppelblatte d.
Fig. 7. Ein Zweig mit normaler Blattstellung und den Doppelblättern d, d'.
Fig. 8 (Kl.). Ein Doppelblatt aus der Vereinigung zweier verschieden grosser Blätter entstanden.
Fig. 8 a (Kl.). Querschnitt durch den Stiel des vorigen Blattes.
Fig. 9 (Kl.). Querschnitt durch den Stiel des Doppelblattes in Fig. 6 (d).
Fig. 10 (Kl.). Querschnitt durch den Stiel des Doppelblattes in Fig. 7 (d').
Fig. 11 (Kl.). Querschnitt durch den Stengelknoten desselben Blattes.

Fig. 12. Ein Doppelblatt von Vincetoxicum officinale.

Fig. 13—18 (Kl.). Querschnitte durch die Stiele von Doppelblättern bei Lonicera fragrantissima.

Fig. 19 (Kl.). Ein dreitheiliges Blatt von Syringa vulgaris.

Fig. 20 (Kl.). Ein eigenthümlich ausgebildetes Doppelblatt von Syringa vulgaris.

Tafel XIV.

Fig. 21. Ein Zweig von Lonicera fragrantissima mit verschieden ausgebildeten Doppelblättern (a—i). (Dieser Zweig ist streng nach der Natur gezeichnet und befindet sich derselbe in meiner Sammlung.)

Fig. 22—25 (Kl.). Syringa vulgaris.

Fig. 22. Ein Zweig mit Doppelblättern (d, d') und einem dreiblättrigen Wirtel.
Fig. 23. Ein zweispitziges Blatt mit gabeligem Mittelnerv.
Fig. 24. Ein zweispitziges Blatt mit in den Einschnitt auslaufenden Mittelnerv.
Fig. 25. Blätter mit unterbrochener Spreite.

Fig. 26—33 (Kl.). Philadelphus coronarius.

Fig. 26. Ein Zweigende mit einem dreifachen Blatte.

Fig. 27. Querschnitt durch den Stengelknoten des vorigen Blattes.

Fig. 28. Querschnitt durch den Stiel desselben.

Fig. 29. Zweigende mit einem unregelmässig ausgebildeten Doppelblatte.

Fig. 30, a—c. Querschnitte durch Stengelknoten und Stiel desselben.

Fig. 31. Ein Doppelblatt.

Fig. 32. Ein Zweig mit verschieden ausgebildeten zweispitzigen bis getheilten Blättern (a—c).

Fig. 33. Ein dreitheiliges Blatt.

Tafel XV.

Fig. 34—37 (Kl.). Calycanthus floridus.

Fig. 34. Zweigende mit einem Doppelblatte.

Fig. 35. Zweigende mit einem Doppelblatte.

Fig. 36. Querschnitt durch den Stiel des Blattes in Fig. 34.

Fig. 37. Querschnitt durch den Stiel des Blattes in Fig. 35.

Tafel XVI.

Fig. 38—54. Morus alba.

Fig. 38—41. Verschieden ausgebildete Doppelblätter.

Fig. 42 (Kl.). Querschnitt durch den Stengelknoten eines einfachen Blattes.

Fig. 43 und 44 (Kl.). Querschnitte durch den Stiel eines einfachen Blattes.

Fig. 45 (Kl.). Querschnitt durch den Mittelnerv eines einfachen Blattes.

Fig. 46 (Kl.). Querschnitt durch den Stengelknoten eines Doppelblattes; a, a, b, b Blattspuren.

Fig. 47 (Kl.). Querschnitt durch Stengelknoten und Stielgrund eines Doppelblattes; c Achselknospe.

Fig. 48 (Kl.). Querschnitt aus dem mittleren Theile des Stieles eines Doppelblattes.

Fig. 49 (Kl.). Querschnitt aus dem oberen Theile desselben.

Fig. 50 (Kl.). Querschnitt durch den Stengelknoten zweier knapp nebeneinander stehender Blätter.

Fig. 51 (Kl.). Dasselbe weiter oben durch die Blattstielbasis; c Achselknospe.

Fig. 52—54 (Kl.). Schematische Darstellung verschiedener gestörter Blattstellungen, welche zur Bildung von Doppelblättern führen können.

Tafel XVII.

Fig. 55. Zweig von Cydonia vulgaris mit dem Doppelblatte d.

Fig. 56 (Kl.). Ein gelapptes Blatt von Cyd. vulg.

Fig. 57 (Kl.). Doppelblatt von Pirus amygdaliformis.

Fig. 58 (Kl.). Querschnitt durch dessen Stiel.

Fig. 59—62 (Kl.). Ficus australis.

Fig. 59. Primärblatt.

Fig. 60. Schwach eingebuchtetes Blatt.

Fig. 61. Doppelblatt.

Fig. 62. Primärblatt.

Tafel XVIII.

Fig. 63—69. Robinia Pseudacacia.

Fig. 63 (Kl.). Schwach gelapptes Endblättchen.

Fig. 64. Doppeltes Endblättchen.

Fig. 65. Doppeltes Seitenblättchen.

Fig. 66 und 67. Unterste Parthie von Blättern mit accessorischen Blättchen.

Fig. 68. Ein ganzes Blatt mit accessorischen Blättchen.

Fig. 69. Ein Doppelblatt.

Fig. 70 und 71 (Kl.). Phaseolus vulgaris.

Fig. 70. Dreilappiges Blatt mit neun Hauptnerven, das einem congenitär vereinigten, dreizähligen Blatte zu entsprechen scheint.

Fig. 71. Abnormes Blatt mit blättchenartigen Stipellen.

Fig. 72 (Kl.). Doppelblatt von Tulipa.

Fig. 73. Doppelblatt an der Stelle eines Achselsprosses von Calendula officinalis.

Fig. 74 (Kl.). Ein bis in den Stiel getheiltes Blatt von Hedera Helix.

Fig. 75 (Kl.). Ende eines zweispitzigen Blattes von Persica vulgaris.

Fig. 76. Gabelig getheilter und krauser Wedel von Scolopendrium vulgare.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XXIV.

Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen.

Versuch
einer
pathologischen Anatomie der Pflanzen.

Von

J. H. Wakker.

Mit Tafel XIX—XXIII.

Einleitung.

Bei der Benutzung der Literatur über Pflanzenpathologie fällt es öfters auf, dass die betreffenden Pilze immer so ausführlich wie nur möglich beschrieben worden sind, während die Mittheilungen über den Einfluss, welchen sie auf ihre Wirthspflanzen ausüben, in vielen Fällen nur das Aeussere betreffen. Auch in den beiden grossen Handbüchern[1]) über Pflanzenkrankheiten wird die Anatomie der von Pilzen befallenen Pflanzentheile nur selten genügend besprochen und durch Figuren erläutert.

Ich hegte seit längerer Zeit die Absicht, diese Lücke auszufüllen, und werde hier meine Untersuchungen mittheilen, obwohl sie nicht als abgeschlossen betrachtet werden können.

Im Allgemeinen kann man behaupten, dass der Einfluss eines Parasiten auf seine Wirthspflanze zweierlei Art sein kann, nämlich: äusserlich und innerlich. Letzteres ist immer der Fall; ersteres braucht nicht immer der Fall zu sein. Ich nenne als Beispiel eines

1) Jene von Frank und Sorauer; Hartig's Lehrbuch der Baumkrankheiten giebt jedoch zahlreiche mustergültige Abbildungen.

Krankheitsfalles, wo der Einfluss äusserlich nicht wahrnehmbar ist, die Gramineenstengel, welche das Mycel des Ustilago Carbo enthalten, und könnte hier viele andere Ustilagineen hinzusetzen (U. antherarum, olivacea u. s. w.). Als entgegengesetzter Fall gelten alle Hypertrophien, wo der Einfluss des Pilzes gerade äusserlich sehr augenfällig ist.

Beide Extreme sind durch Uebergänge verbunden.

Innerlich macht sich der Einfluss immer geltend und zwar entweder nur chemisch oder zu gleicher Zeit auch anatomisch. Ich habe mich bisher fast ausschliesslich mit dem letztgenannten Theile beschäftigt.

Den Einfluss, welchen die Parasiten auf die Anatomie der Pflanze haben, wünsche ich wieder in zwei Unterabtheilungen zu besprechen. Ich nenne erstens den directen Einfluss. Hierzu rechne ich alle Aenderungen des normalen Baues, welche als nothwendige mechanische Folgen des Wachsthums des Pilzes zu betrachten sind. Als Beispiele wähle ich jedes Zerreissen der Epidermis durch eine oberflächliche Conidienbildung und das Verdrängen von Zellen oder Gewebetheilen durch die Entwickelung der Sporen.

In vielen Fällen ist auch der Tod der Zellen eine directe Folge des Pilzangriffs (Peziza Sclerotiorum und Verwandte). Solche Pilze wären vielleicht als Kteinophytes (von *κτείνω* ich tödte) von den eigentlichen Parasiten zu trennen.

Zum indirecten Einfluss rechne ich alle Aenderungen, welche öfters in einiger Entfernung der Hyphen sich zeigen, jedenfalls aber nicht einfach mechanisch zu erklären sind. — Es ist ohne Weiteres klar, dass letztere von ungleich grösserer Wichtigkeit sind als erstere, und es ist demzufolge auch mit jenen, dass wir uns am meisten zu beschäftigen haben.

Es ist mir wahrscheinlich, dass sie jedenfalls theilweise Folgen sind der abweichenden Vertheilung des Nährmaterials, welche der Parasit während der Ausbildung des betreffenden Theiles hervorruft, mit anderen Worten, dass die anatomischen Abweichungen Folgen sind der chemischen. Wie gesagt, habe ich diese letzteren noch nicht untersuchen können. Auch in der Literatur finden sich darüber immer nur spärliche Angaben. Als bestbekannte Thatsache nenne ich hier die Anhäufung transitorischer Stärke in vielen Hypertrophien

und an anderen erkrankten Stellen. Sie wird in den hier folgenden Zeilen noch öfters Erwähnung finden.

Ich lasse jetzt einige Fälle nach der natürlichen Verwandtschaft der betreffenden Pilze zusammengestellt folgen.

Erster Abschnitt. Basidiomyceten.

I. Exobasidium Vaccinii auf Vaccinium Vitis Idaea.

Der Pilz [1]) befällt local alle jungen, oberirdischen Theile der Pflanze und verursacht hier ein beträchtliches Anschwellen, während eine Weiss- oder Rothfärbung eintritt. Letztere rührt von einer Röthung des Zellsaftes her, erstere von den Basidien, welche an der ganzen Oberfläche hervorbrechen und hier farblose Sporen abschnüren. Innerhalb der Hypertrophien findet sich das sehr feine Mycel. Gegen Ende des Sommers hört die Sporenbildung auf, und der befallene Theil stirbt ab. Die anatomischen Veränderungen, welche der Pilz verursacht, sind folgende:

Der Stengel zeigt normal (Fig. 34, Taf. XXI), im Monat August untersucht, eine Epidermis (e) mit sehr dicker Cuticula, dann ein deutliches, regelmässiges Collenchym (co) mit Chlorophyllkörnern, weiter sehr unregelmässiges, ebenfalls chlorophyllreiches Parenchym (pa) mit grossen Intercellularräumen (i), welche sich durch Zerreissung zahlreicher Rindenzellen gebildet haben und auf dem Querschnitt die Zellwandreste noch deutlich als feine Fäden zeigen. Zwischen diesen Resten sind sehr zahlreiche Krystalldrusen enthalten, welche allerdings nur auf Tangentialschnitten der Rinde (Fig. 36, Taf. XXI) in ihrer natürlichen Lage zu sehen sind. Das Rindenparenchym schliesst sich lückenlos dem Phloem (ph) an. Stellenweise ist es davon getrennt durch kräftige, verholzte Sklerenchymbündel (sc). Dazwischen findet sich hier und da wohl auch eine Steinzelle.

---

1) Woronin, Verh. der nat. Ges. zu Freiburg i. B., 1867, p. 397. Hierzu eine Tafel mit sehr schönen Abbildungen der Hypertrophien.

Das Phloem bildet einen geschlossenen Ring von einförmigen, langgestreckten Elementen. Das Holz (x) ist sehr regelmässig mit deutlichen Markstrahlen; das Mark (m) besteht aus regelmässigen, cylindrischen, getüpfelten und verholzten Zellen mit dreieckigen Intercellularräumen.

Die erkrankten Stengeltheile sind mehr als zweimal dicker, weiss oder röthlich (Fig. 33, Taf. XXI). Ihr Bau ist folgender: Dort, wo sich noch keine Basidien ausgebildet haben, zeigt sich noch die Cuticula, jedoch von den Zellen abgehoben; dort aber, wo die Sporenbildung angefangen hat, ist sie verschwunden. Die peripherischen Zellen sind ziemlich klein und einförmig. Sie sind alle dünnwandig und von zahllosen Mycelfäden umsponnen und durch diese von einander getrennt. Weiter nach innen ist das Parenchym sehr grosszellig; es enthält entfärbte Chlorophyllkörner und stellenweise öfters auffallend grosse Zellen mit zahlreichen Calciumoxalatkrystallen, welche jedoch nie die Gestalt von Drusen haben. Intercellularräume fehlen. Wie beim normalen Stengel sind die Inhaltskörper nur im Tangentialschnitt (Fig. 35, Taf. XXI) deutlich. Ringsum den Gefässbündelring enthalten die Zellen Stärke (a). Sklerenchymzellen und Steinzellen fehlen. Das Phloem ist undeutlich: An Stelle dieser Gewebe finden sich Zellen und dünnwandige Faserbündel. Der Holzring (x) ist viel schmäler als im normalen Stengel. Nur die Gefässe sind verholzt. Sie sind vielfach weiter als die normalen und dünnwandiger, getüpfelt und unvollkommen. Nur die primären Ring- und Spiralgefässe unterscheiden sich nicht von jenen des gesunden Stengels. Das Mark (m) schliesslich ist grosszellig und dünnwandig. Auch hier sind die Intercellularräume nicht deutlich.

Die Blattfläche zeigt normal den gewöhnlichen Bau. Auch hier ist die Cuticula sehr dick. Die Mittelrippe zeigt zu beiden Seiten des Gefässbündels eine Sklerenchymscheide. Im erkrankten Zustande ist sie immer concav-convex und weiss oder röthlich anstatt grün. Sie ist mehrere Male dicker als im normalen Zustande und zu beiden Seiten mit Basidien überdeckt. Das Parenchym ist fast überall gleichartig; nur an der Oberseite finden sich länglichere, schmälere Zellen, welche in der Weise ihre ursprüngliche Palissadenzellennatur beurkunden. Die Chlorophyllkörner sind wenig zahlreich und fast farblos. Stellenweise findet sich Stärke. Intercellularräume sind nur an der Peripherie zu finden und fast gänzlich vom Mycel erfüllt.

Die Sklerenchymscheiden der Mittelrippe fehlen. Das Holz hat den regelmässigen Bau behalten, doch sind nur die Gefässwände verholzt. Auch in den anderen Hinsichten verhält es sich wie im Stengel. Das Phloem ist aber etwas deutlicher als dort.

Der Blattstiel zeigt normal eine Rinde, wie der Stengel und ein Gefässbündel, wie die Mittelrippe der Blattfläche. Erkrankt zeigt er ein Gefässbündel, wie schon beschrieben, in Mitte eines einförmigen, fast lückenlosen Parenchyms. Verhalten des oxalsauren Kalkes wie oben. — Die ungefähr halbkreisförmige Gestalt des Querschnittes bleibt erhalten.

Der Blüthenstiel zeigt normal den concentrischen Bau des Stengels und unterscheidet sich fast nur durch das Fehlen des Collenchyms, des Sklerenchyms und der Steinzellen. Ausserdem ist das Mark parenchymatisch. Dementsprechend sind die pathologischen Veränderungen weniger augenfällig. Erkrankt zeigt er aber genau das Bild des kranken Stengels. Auch der Ring stärkehaltiger Parenchymzellen fehlt nicht, und die zahlreichen Drusen sind ersetzt durch die oben besprochenen und abgebildeten (Fig. 35) Krystalle, welche in weit geringerer Anzahl vorhanden sind.

Die Blüthe, welche im normalen Zustande keine mechanischen Elemente enthält, schwillt zwar unter dem Einfluss des Parasiten am beträchtlichsten an, jedoch, wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, ohne ihren anatomischen Bau viel zu ändern.

Das Parenchym der verschiedenen Theile ist viel grosszelliger und enthält, zumal in den Staubfäden, viel Stärke. Die Drusen, welche sonst eine fast geschlossene Schicht bilden rings um die Höhle des Ovariums, fehlen. In der Wand zeigen sich aber auch wieder Zellen wie in Fig. 35. Die auch im normalen Zustande schwachen Gefässbündel zeigen nur geringfügige Aenderungen. In der erkrankten Blüthe vertrocknen die Samenknospen.

Hypertrophische Früchte habe ich nicht gefunden.

Aus den oben mitgetheilten Beobachtungen ergeben sich folgende allgemeine Resultate:

Exobasidium Vaccinii verursacht bei Vaccinium Vitis Idaea:

1. eine Vergrösserung der befallenen Theile unter Erhaltung ihrer ursprünglichen Gestalt;

2. eine Vergrösserung der Parenchymzellen;

3. ein fast gänzliches Unterbleiben der Bildung der sonst sehr ansehnlichen Intercellularräume;

4. ein Unterbleiben der Chlorophyllbildung;

5. eine Röthung des Zellsaftes;

6. ein Unterbleiben der zuerst so ausgiebigen Krystalldrusenbildung und Ersetzung durch unscharf begrenzte, viel weniger zahlreiche Calciumoxalatkrystalle;

7. eine Anhäufung transitorischer Stärke;

8. ein Unterbleiben der Sklerose;

9. ein Unterbleiben der Collenchymbildung;

10. ein Unterbleiben der normalen Ausbildung der secundären Gefässe des Xylems, welche unvollkommen bleiben und öfters unregelmässig verlaufen;

11. ein Undeutlichwerden des Phloems und

12. ein Zerreissen der Cuticula.

Zumal aus Punkt 3, 4, 6, 7, 8, 9 und 10 erhellt, dass die erkrankten Theile dem jungen Zustande viel näher stehen als die normalen, erwachsenen. Demzufolge kann man die Resultate etwa wie folgt zusammenfassen: Indem der Pilz die jungen, noch meristematischen Theile befällt, veranlasst er die Zellen zu einer ansehnlichen, weit über die normale hinreichende Vergrösserung unter Röthung des Zellsaftes, während von allen Veränderungen, welche sonst noch stattfinden werden, nur eine normale Ausbildung des primären Xylems, eine schwache und abnormale des secundären und eine Bildung von geringen Quantitäten oxalsauren Kalkes in ungewöhnlicher Krystallform eintritt.

Zweiter Abschnitt. Uredineen.

I. Aecidium Rhamni
auf
Rhamnus frangula.

Der Pilz[1]) befällt alle jungen oberirdischen Theile der genannten Rhamnusart. Das Mycel findet sich local und erzeugt

1) **Frank**, Krankh. der Pflanzen, p. 457.

orangerothe Anschwellungen, welche schon im Juni erwachsen sind. Die Hypertrophie tritt gewöhnlich zusammen mit beträchtlichen Verkrümmungen auf. Sie ist in jenem Monat gänzlich mit den Bechern überdeckt und stirbt nach der Sporenreife ab.

Die Veränderungen, welche der Parasit hervorruft, sind folgende:

Der Stengel zeigt Anfang Juni normal eine Epidermis (Fig. 41, Taf. XXI, e) mit dicker Cuticula, chlorophyllhaltiges Collenchym (co), Parenchym (pa) mit zahllosen Krystalldrusen (o) und Schleimgänge (s), kein Sklerenchym, ein deutliches Phloem (ph), ein Cambium (c) und einen Holzkörper (x), welcher aus radialen Gefässreihen und Parenchym gebildet ist. Erst später bildet sich der Holzring weiter aus. — Das Mark (m) enthält Stärke (a) und Krystalldrusen (o).

Im hypertrophirten Zustande ist die Rinde ein gleichförmiges, stärkereiches Parenchym (Fig. 42, Taf. XXI, pa), welches einen orangefarbenen Zellsaft führt, viel kleinere und weniger zahlreiche Drusen besitzt (man vergl. Fig. 38 und 39, Taf. XXI) und gänzlich vom Mycel durchwuchert ist. Dieses bildet an der Aussenseite der Hypertrophie, wo es immer deutlicher hervortritt, die dicht nebeneinander sitzenden Becher und dort, wo die Schleimgänge ausgebildet sind, erfüllt es sie mit einem dichten Fadenknäuel; dieses kann Veranlassung geben zu einer inneren Aecidienbildung (Fig. 37). Blattgrün ist nicht gebildet.

Während das äussere Parenchym dünnwandig ist, zeigen sich in der Nähe der Gefässbündel dickwandige Elemente. Phloem, Cambium und Holz zeigen auf dem Querschnitt nur geringfügige Aenderungen; letzteres enthält vollkommene Ringgefässe und unvollkommene Tüpfelgefässe (Fig. 40, Taf. XXI, a) mit sehr spitzen Enden an den zusammensetzenden Zellen. Interfasciculares Cambium bildet sich nicht aus.

Das Mark (m) ist ebenfalls sehr stärkereich und besteht aus Zellen, welche stellenweise in radialer Richtung sehr kräftig gedehnt sind und Stärke führen.

Im Allgemeinen sind die Veränderungen, welche der Parasit in den anderen Theilen der Pflanze hervorruft, jenen des Stengels analog, doch treten sie öfters schärfer hervor und müssen hier denn auch kurz erörtert werden.

Das Blatt zeigt normal kein Sklerenchym, aber überall zahlreiche Krystalldrusen und Schleimgänge. Diese beiden Gebilde fehlen

dem erkrankten Blatte. Die Gefässbündel, welche mit denjenigen des Stengels gleiche Veränderungen zeigen, finden sich in einem gleichförmigen, vom Mycel durchwucherten Parenchym, welches viel Stärke und kein Chlorophyll enthalten kann. Aecidien finden sich an beiden Seiten der Spreite.

Der Blüthenstiel zeigt normal den Bau des Stengels (Fig. 31, Taf. XX) und unterscheidet sich nur durch das Fehlen des Collenchyms. Stärke (a) findet sich um den Gefässbündelring. Zumal im Marke finden sich zahlreiche Drusen (o). Im erkrankten Zustande fehlt auch hier der oxalsaure Kalk sowie die Schleimgänge; Stärke (a) findet sich in der Rinde und im Mark (m). Das Xylem (x) ist kräftiger ausgebildet, die Rinde dicker und grosszelliger (Fig. 32); Chlorophyll fehlt. Interfasciculares Cambium bildet sich nicht aus. — Im normalen Fruchtstiel findet sich dagegen ein continuirlicher Holzring sowie eine Collenchymschicht.

Die Blüthe enthält normal auch Schleimgänge und Krystalldrusen; letztere zum Beispiel zahlreich an der Innenseite der Kelchblätter.

Erkrankt sind alle ihre Theile beträchtlich angeschwollen und mit Aecidien und Spermogonien überdeckt. Die dünnen Gefässbündel liegen in einem einförmigen, grosszelligen Parenchym ohne oxalsauren Kalk und Schleimgänge. Für gewöhnlich sind Blüthe und Blüthenstiel immer zu gleicher Zeit ergriffen; ist dies aber nur mit letzterem der Fall, so sind die Drusen und Schleimgänge im Kelch in normaler Weise ausgebildet.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergeben sich folgende allgemeine Resultate:

Aecidium Rhamni verursacht bei Rhamnus frangula:

1. eine Vergrösserung der befallenen Theile, welche öfters von Verkrümmungen begleitet ist;

2. eine Vergrösserung der Parenchymzellen;

3. eine viel geringere Ausbildung oder gänzliche Unterdrückung der Schleimgänge;

4. ein Unterbleiben der Chlorophyllbildung;

5. eine Orangefärbung des Zellsaftes;

6. eine weit geringere Ausbildung oder gänzliche Unterdrückung des oxalsauren Kalkes;

7. eine Anhäufung transitorischer Stärke;

8. ein Unterbleiben der Collenchymbildung;

9. ein Unvollkommenbleiben der secundären Gefässe;

10. ein Unterbleiben der interfascicularen Cambiumbildung und als Folge davon eine Nichtentwickelung des geschlossenen Holzringes und geringere Ausbildung des Phloems;

11. ein Zerreissen der Epidermis.

Aus Punkt 3, 4, 6, 7, 8, 9 und 10 erhellt, dass die erkrankten Theile dem jungen Zustande etwas näher stehen als die normalen gleichen Alters. Im Allgemeinen kann man daher den Einfluss des Pilzes auf seinen Wirth wie folgt umschreiben:

Er veranlasst die Zellen des ganzen Pflanzentheiles zu einer über die normale hinausgehende Vergrösserung unter Orangefärbung des Zellsaftes und Anhäufung von Stärke, während die Ausbildung der secundären Gefässe, der Schleimgänge und des oxalsauren Kalkes gehindert oder gänzlich unterdrückt wird. Auch das interfasciculare Cambium kommt nicht zu Stande.

II. Aecidium Urticae
auf
Urtica dioica.

Der Pilz[1]) befällt Blätter und Stengel und verursacht locale Anschwellungen, welche eine orange Farbe bekommen. Am Stengel sind sie öfters nur einseitig entwickelt; der Blattstiel aber wird gewöhnlich allseitig hypertrophirt und bedeutend gekrümmt. Ebenso die Spreite. Die Gallen sind im Monat Juni erwachsen und über und über mit den Aecidien bedeckt. Nach der Sporenreife sterben sie bald ab. Die anatomischen Veränderungen, welche der Pilz hervorruft, sind ziemlich unbedeutend.

Macht man einen Querschnitt durch einen theilweise erkrankten Stengel, dann zeigt sich der Unterschied zwischen dem gesunden und dem pilzhaltigen Gewebe deutlich. Das erstere besteht aus einer derbwandigen Epidermis, welcher sich abwechselnd Collenchym- und chlorophyllhaltige Parenchymschichten anschliessen. Weiter folgt ein chlorophyllloses Parenchym mit den Gefässbündeln. Diese sind

1) Frank, Krankh. d. Pflanzen, p. 459.

im genannten Monat von einem ununterbrochenen Cambium verbunden. An der Phloemseite finden sich sehr zahlreiche Krystalldrusen. Das ebenfalls grosszellige Markparenchym ist auch durch eine fast ununterbrochene Schicht solcher Krystalle von der centralen Stengelhöhle getrennt. In dem hypertrophirten Theil ist die Epidermis von den Aecidien durchbrochen, das Collenchym und das Chlorophyll nicht ausgebildet. Das Rindenparenchym ist grosszelliger als sonst und vom Mycel durchsetzt. Die Gefässbündel sind so gut wie unverändert. Interfasciculares Cambium ist aber nicht entwickelt. Auch hier sind die Krystalldrusen wieder weniger zahlreich. Das Markparenchym ist nur wenig verändert; es ist aber sehr reich an Stärke. Weniger Krystalldrusen als im normalen Zustande scheint es nicht zu führen; auch fand ich kein Mycel.

Der Blattstiel hat einen Bau wie der Stengel, nur ohne Cambium und centrale Höhle.

Im hypertrophirten Zustande liegen die Gefässbündel in einem sehr grosszelligen, einförmigen Parenchym. Wo die Epidermis nicht zerrissen ist, ist sie dünnwandig. Die Gefässbündel sind grösser und ihre Elemente, speciell die Gefässe, weiter von einander entfernt.

Die Spreite verhält sich ähnlich; an den befallenen Stellen sind fast alle Parenchymzellen einander gleich. Sie enthalten kein Chlorophyll, sondern viel Stärke. Die Intercellularräume sind immer sehr schwach ausgebildet und vom Mycel angefüllt.

Oxalsauren Kalk fand ich weder in gesunden noch in erkrankten Blatttheilen.

Nach obigen Betrachtungen zeigt sich der Einfluss des Pilzes auf die Anatomie als nicht gross. Kurz zusammengefasst, fanden wir:

1. eine Anschwellung und Verkrümmung der befallenen Theile unter Vergrösserung der Zellen;
2. ein Unterbleiben der Collenchymbildung,
3. der Chlorophyllbildung und
4. der interfascicularen Cambiumbildung;
5. eine gleiche Ausbildung der Parenchymzellen;
6. eine geringere Bildung des oxalsauren Kalkes;
7. ein Unterbleiben der Bildung der grossen Intercellularräume.
8. eine Orangefärbung des Zellsaftes und
9. eine Dehnung und ein stellenweises Zerreissen der Epidermis;

Aus 2, 3, 4, 5, 6 und 7 geht wieder hervor, dass auch hier die erkrankten Theile dem Jugendzustande ähnlicher sind als sonst. Nur die Färbung des Zellsaftes kommt als Neubildung hinzu.

III. Aecidium Asperifolii
auf
Symphytum officinale.

Ich fand von dieser Pflanze nur befallene Blätter. Die erkrankten, gewöhnlich kreisrunden Stellen sind gelb bis orange und etwas dicker als die übrigen Theile der Spreite[1]). Die Sporenausstreuung findet im Juni statt. Nachher vertrocknen die erkrankten Theile bald.

Die anatomischen Veränderungen sind folgende:

Das Blatt besitzt kein Sklerenchym und nur eine Schicht Palissadenparenchym. Auch oxalsaurer Kalk ist nicht vorhanden.

Die gelben Stellen sind höchstens zwei- bis dreimal dicker. Die Intercellularräume sind beinahe nicht ausgebildet und vom Mycel erfüllt. Die Mesophyllzellen sind zahlreicher und grösser und bilden an der Blattoberseite zwei deutliche Palissadenschichten (Fig. 46, Taf. XXII, p und p'). Die Gefässbündel sind nur sehr wenig verändert. Ich fand ihren Querschnitt etwas vergrössert, die Elemente jedoch vielfach enger und zahlreicher.

Chlorophyll ist nicht gebildet; dagegen führen die Zellen Stärke und gefärbten Zellsaft.

Bei der Aecidienbildung wird die Epidermis zerrissen.

Die wichtigsten Veränderungen, welche der Pilz hervorruft, sind demnach folgende:

1. Ein Anschwellen der befallenen Blattstellen unter Vergrösserung der Zellen.
2. Ein Unterdrücken der Chlorophyllbildung.
3. Ein Unterbleiben der Bildung der grossen Intercellularräume des Schwammparenchyms.
4. Eine Anhäufung transitorischer Stärke.

---

1) Man vergleiche hier auch die Abbildungen von anderen ähnlichen Fällen; z. B. in Sorauer's Handbuch Fig. 11, Taf. IX und Fig. 8, Taf. X.

5. Eine Färbung des Zellsaftes.
6. Ein Zerreissen der Epidermis und
7. eine Verdoppelung des Palissadenparenchyms.

Aus 2, 3 und 4 geht auch hier wieder hervor, dass der befallene Pflanzentheil dem Jugendzustande noch ziemlich nahe steht. Nur die unter 5 und 7 genannten Punkte sind als Neubildungen unter dem Einflusse des Pilzes zu betrachten.

IV. Aecidium Euphorbiae auf Euphorbia Esula.

Während die morphologischen Veränderungen, welche der Pilz hervorruft[1]), in diesem Falle sehr eingreifend sind, kann man die anatomischen nur als geringfügig betrachten.

Der Stengel, welcher bekanntlich das Mycel enthält, ohne dass hier je Sporenbildung stattfindet, erinnert dadurch an das ähnliche Verhalten von Cirsium arvense und Puccinia suaveolens (p. 513). Der vorliegende Fall unterscheidet sich aber wesentlich dadurch, dass hier der innere Bau nicht beeinflusst wird.

Auch die Blätter, welche an den befallenen Sprossen bekanntlich ganz anders gestaltet sind (Fig. 11 und 12, Taf. XIX), sind nur wenig verändert, jedenfalls nicht so viel als vom Parasitismus der Cecidomyia Euphorbiae, welche im Gegentheil das Aeussere der Pflanze fast nicht beeinflusst.

Der Hauptnerv ist der Dehnung des Blattes in die Breite entsprechend auseinandergezogen, wodurch die Gefässreihen viel weiter von einander entfernt werden als sonst.

Das Parenchym ist grosszelliger und das Collenchym der Mittelrippe ist nicht ausgebildet.

Oxalsaurer Kalk und Sklerenchym fehlen schon im normalen Blatte und der Einfluss des betreffenden Pilzes auf diese beiden Theile ist also hier nicht zu untersuchen.

Durch Mangel an Zeit und Material habe ich den vorliegenden, für unseren Zweck wahrscheinlich nicht sehr wichtigen Fall nicht weiter studirt.

---

1) Frank, p. 470.

V. Bemerkungen über einige andere, weniger wichtige Aecidienformen.

Mit wenigen Worten will ich hier einiger Pilze gedenken, welche gar keine anatomischen Veränderungen in ihrer Nährpflanze hervorrufen. Die befallenen Stellen sind dann auch nicht oder nur äusserst wenig angeschwollen und verrathen sich nur durch die eigenthümliche Farbe, welche der Pilz besitzt oder in den Zellen hervorruft.

Das Studium von Aecidium Thalictri auf T. flavum und Ae. Ptarmicae auf Achillea Ptarmica sind in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Ersteres verursacht blassorange, letzteres gelbbräunliche Flecken auf den Blättern der genannten Pflanzen.

Die Sporenfrüchte bilden sich bei diesen beiden Arten an der Unterseite aus; natürlich sind in Folge davon die Zellen hier verdrängt oder zerrissen, aber an der Oberseite des Blattes sind die Palissadenzellen normal ausgebildet, obwohl hier auch Mycel sich in den Intercellularräumen findet und stellenweise Spermogonien sich entwickelt haben.

Das Chlorophyll ist an solchen Stellen nicht ausgebildet oder zerstört.

Das Aecidium Ranunculi verhält sich auf Ranunculus repens ungefähr gleich; auch hier konnte ich in der Spreite keine anatomischen Veränderungen auffinden. Im Blattstiel sind die sonst sehr grossen Intercellularräume ziemlich klein und vom Mycel erfüllt. In jungen Pilzflecken ist es in solchen Fällen leicht, beträchtliche Mengen transitorischer Stärke im Parenchym zu constatiren.

Wahrscheinlich werden sich viele andere Aecidien sowie die Mehrzahl der Puccinien wie die obengenannten verhalten.

VI. Roestelia lacerata auf Crataegus.

Diesen Pilz[1]) fand ich auf Stengeln und Blättern seiner Nährpflanze. Er verursacht local hier Anschwellungen, welche den ur-

1) Sorauer, Pflanzenkrankh. II, p. 237 und 238.

sprünglichen Durchmesser des Stengels um das Sechsfache übertreffen können. Sie sind braun und ganz und gar mit den Sporenbechern überdeckt. Sie finden sich im Monat Juni und Juli und vertrocknen nach der Sporenreife.

Die anatomischen Veränderungen der befallenen Theile sind folgende:

Der normale Stengel zeigt im Juli (Fig. 45, Taf. XXI) eine derbwandige Epidermis (e) und den Anfang einer subepidermalen Korkbildung (l), dann folgt eine dicke Collenchymschicht (co) und Parenchym (pa), stellenweise mit grossen Intercellularen (i). Beide Schichten führen Chlorophyll. Weiter nach dem Centrum finden wir Sklerenchymbündel (sk), continuirliche Phloem- (ph), Cambium- (c) und Holzringe (x), welche das schon verholzte Mark (m) umschliessen. Letzteres besteht aus regelmässigen cylindrischen Zellen, welche Stärke enthalten und kleine Intercellularräume zwischen sich offen lassen.

Oxalsaurer Kalk findet sich in Form von Drusen im Rindenparenchym zerstreut und als Rhomboeder sehr viel in den dem Sklerenchym angrenzenden Zellen. Auf Stengelquerschnitten sind die Krystalle nur selten zurückzufinden.

Der vom Pilze befallene Stengeltheil besitzt eine Epidermis, welche grösstentheils von den Sporenfrüchten durchbrochen ist, doch da, wo sie noch erhalten ist, ihren regelmässigen Bau verloren hat (Fig. 44); weiter finden wir ein unregelmässiges, gleichförmiges Parenchym ohne grosse Intercellularen, welches zumal an der Peripherie von Hyphen durchsetzt und radial gestreckt ist und in der Umgebung der Gefässbündel viel Stärke enthält (Fig. 43).

Letztere sind nicht untereinander verbunden und haben ihre Cambiumthätigkeit längst aufgegeben. Sie besitzen ein schwaches Phloem und einen schmalen, radial gestreckten Holzkörper, welcher nur unvollkommene und geschlängelt verlaufende Tüpfelgefässe enthält. An der Phloemseite findet sich hier und da eine vereinzelte Sklerenchymfaser. Chlorophyll fehlt. Die Markzellen sind den übrigen ganz gleich. Oxalsauren Kalk fand ich nur als vereinzelte Krystalle, meistens Rhomboeder. Aus diesen Beobachtungen ergiebt sich Folgendes:

Der Pilz verursacht am Weissdorn:

1. ein Anschwellen von Blättern und Stengeln unter Vergrösserung der Zellen;

2. ein Unterbleiben der Korkbildung;
3. ein Unterbleiben der Collenchymbildung;
4. ein Unterbleiben der Chlorophyllbildung;
5. ein Unterbleiben der Sklerenchymbildung;
6. ein Unterbleiben der Bildung der grossen Intercellularräume;
7. ein baldiges Aufhören der interfascicularen Cambiumthätigkeit;
8. ein Unterbleiben der interfascicularen Cambiumbildung;
9. ein Unvollkommenbleiben der Gefässe;
10. ein Unterbleiben der Verholzung der Markzellen;
11. eine beträchtlichere Stärkeanhäufung;
12. eine geringere Ausbildung des oxalsauren Kalkes;
13. eine unregelmässige Ausbildung und stellenweise ein Zerreissen der Epidermis und
14. eine radiale Streckung der Parenchymzellen.

Bei der Betrachtung dieser Differenzen erhellt, dass aus 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11 und 12 folgt, dass auch hier der erkrankte Theil dem jungen Zustande viel näher steht als der gesunde gleichen Alters.

Leider hatte ich nicht Gelegenheit, erkrankte Blätter und Blüthen zu untersuchen; wahrscheinlich wird auch hier die Wirkung des Pilzes die gleiche sein.

VII. Puccinia suaveolens
auf
Cirsium arvense.

Bekanntlich[1]) durchzieht dieser Pilz ganze Sprosse und Pflanzen der Ackerdistel. Das Mycel findet sich in Stengel und Blättern, erzeugt aber nur in den letzteren seine Sporen. Die befallenen Stengel blühen nicht und verwelken, nachdem die Sporen gereift sind. Sonst zeigen sie äusserlich nichts Abnormes. Ich werde zeigen, dass die kranken Stengel sich in anatomischer Hinsicht in eigenthümlicher Weise von den normalen unterscheiden.

---

1) Frank, Krankh. der Pflanzen, p. 462.

Der erwachsene normale Stengel hat eine Epidermis (e), ein einförmiges Rindenparenchym (pa), welches höchstens an der Aussenseite noch Spuren collenchymatischer Verdickung zeigt (Fig. 18, Taf. XX), einen Gefässbündelkreis, etwas Markparenchym (m) und eine centrale Höhle. Die kräftigen Gefässbündel zeigen an der Aussenseite eine dicke Sklerenchymscheide (sc) und an der Innenseite eine viel dünnere (sc′). Ihre Holzkörper sind untereinander verbunden durch ein auf dem Querschnitt äusserst regelmässiges, cambiumähnliches, dünnwandiges, etwas verholztes Parenchym (Fig. 47, Taf. XXII), welches aus länglichen Zellen besteht. Zwischen den Basttheilen findet sich gewöhnliches Rindenparenchym. Der erstgenannte Theil des interfascicularen Gewebes ist ohne Zweifel aus einem Cambium hervorgegangen. Seine Zellwände sind leicht getüpfelt. Der Stengel, welcher das Mycel enthält, zeigt allerdings der Hauptsache nach einen ähnlichen Bau. Von den primären Geweben ist jedoch die nach der Innenseite des Stengels gekehrte Sklerenchymscheide (sc′) nicht entwickelt, während jene, welche sich an der Aussenseite findet, secundär beträchtlich verstärkt ist (Fig. 17, Taf. XX, sc″). Im Allgemeinen hat das interfasciculare Cambium sich nach der Bastseite viel kräftiger entwickelt als es im normalen Stengel der Fall ist, daher es auch im Verhältniss zum Holz hier grösseren Umfang erreicht hat. Es haben sich dabei aber zwei Sklerenchymbündel (sc″) gebildet (bei α), welche öfters bald zusammenfliessen (bei β) und dann ein Band (γ, ϑ) bilden, welches das Phloem in zwei Abschnitte theilt.

Dies ist der einzige mir bekannte Fall einer verstärkten Sklerenchymbildung unter dem Einfluss eines parasitischen Pilzes.

Entsprechend der grösseren Ausdehnung des Phloems zeigt das interfasciculare Gewebe im pilzhaltigen Stengel nicht die Regelmässigkeit eines Cambiums wie Fig. 47, sondern unregelmässige Zellen (Fig. 48), welche in der radialen Richtung gedehnt sind. Die Grenze dieser Zellen und des Rindenparenchyms ist bei schwacher Vergrösserung ziemlich deutlich und in Fig. 17 durch eine punktirte Linie angegeben. Sie verbindet die Ecken der normalen Sklerenchymbündel und liegt also in Fig. 48 etwas unterhalb der Buchstaben sc.

Ich fand schliesslich noch die Grenzen zwischen dem primären (x) und dem secundären Xylem (x′) im pilzhaltigen Stengel deutlicher als sonst.

Die Blätter, welche die Sporen ausschliesslich tragen, sind immer kleiner und bleicher grün als sonst; auch sind die Stacheln schwächer entwickelt. Anatomisch habe ich sie leider nicht untersucht.

Das Verhalten dieses Falles von Parasitismus macht eine wichtige Ausnahme von der schon bei vielen anderen Pflanzen aufgefundenen Regel, dass die pilzhaltigen Theile dem jüngeren Zustande ähnlicher bleiben als sonst. — Ich setze hier noch absichtlich hinzu, dass bei Cirsium auch keine Hypertrophie eintritt. Wahrscheinlich stehen beide Thatsachen miteinander in Zusammenhang.

VIII. Xenodochus carbonarius auf Sanguisorba officinalis.

Der Pilz[1]) befällt gewöhnlich nur die Blätter seiner Nährpflanze. Er verursacht local kleine, im Mai und Juni durch die Uredosporen leuchtend rothe, später durch die Teleutosporen kohlschwarze Anschwellungen, sowohl am Blattstiel wie an dessen Zweigen und an den Spreiten. Die befallenen Blätter verfärben sich frühzeitig und vertrocknen nach der Wintersporenreife. Die Hypertrophie ist öfters einseitig und von einer Verkrümmung begleitet. Die anatomischen Veränderungen, welche der Pilz hervorruft, sind folgende:

Der Blattstiel zeigt normal eine Epidermis (e), eine kräftige Collenchymschicht (co) (Fig. 20, Taf. XX) und ein anfangs dickwandiges, mehr nach der Mitte zu aber dünnwandiges, chlorophyllhaltiges Parenchym, welches fünf bis sieben Gefässbündel enthält. Jedes von diesen ist von einer deutlichen Endodermis umgeben (e′) und hat an der Aussenseite eine kräftige Sklerenchymscheide. Zwischen den Gefässbündeln ist das Parenchym sehr grosszellig und mit grossen Intercellularen versehen.

Die ergriffenen Stellen zeigen einen ziemlich abweichenden Bau (Fig. 19, Taf. XX und Fig. 49, Taf. XXII, rechts). Die Epidermis ist zerrissen und das Collenchym nicht ausgebildet. Die Parenchymzellen sind viel grösser, aber ohne Chlorophyll, und die Intercellularräume nicht da oder vom Mycel erfüllt.

---

1) Frank, Krankh. der Pflanzen, p. 474.

Holz und Bast der Gefässbündel zeigen nur geringfügige Dimensionsänderungen. Die Endodermis ist aber immer mehr oder weniger undeutlich geworden und das Sklerenchym nicht entwickelt. Findet sich ein Gefässbündel an der Grenze einer gesunden und einer erkrankten Stelle (wie Fig. 49 und Fig. 19, links), dann ist das Sklerenchym nur an der gesunden Seite entwickelt. Gleiches gilt für das Collenchym.

Die Spreite hat im normalen Zustande den gewöhnlichen Bau. Sklerenchym ist hier nicht entwickelt; dagegen finden sich hier vereinzelte Krystalldrusen. Die vom Pilze ergriffenen Stellen, welche immer sehr klein sind, zeigen ein einförmiges, grosszelliges Parenchym, fast ohne Intercellulare und ohne Krystalle von oxalsaurem Kalk.

Aus der Vergleichung der gesunden und der ergriffenen Theile geht hervor, dass die Veränderungen, welche der Pilz in seiner Nährpflanze hervorruft, folgende sind. Er verursacht:

1. eine für gewöhnlich nur geringe Verdickung der befallenen Theile, welche öfters von einer Verkrümmung begleitet ist;
2. eine ebenfalls nur geringe Vergrösserung der Parenchymzellen;
3. ein Unterbleiben der Bildung von Intercellularräumen;
4. ein Unterdrücken der Chlorophyllbildung;
5. ein Unterdrücken der Bildung von oxalsaurem Kalk;
6. ein Unterbleiben der Collenchymbildung;
7. ein Unterbleiben der Sklerenchymbildung und
8. ein Zerreissen der Epidermis.

Aus 3, 4, 5, 6 und 7 erhellt auch hier wieder, dass die ergriffenen Theile dem jungen Zustande etwas näher stehen als die normalen gleichen Alters. Im Allgemeinen kann man daher den Einfluss des Xenodochus auf Sanguisorba wie folgt umschreiben: Er verhindert die Ausbildung der mechanischen Elemente, des Chlorophylls und des oxalsauren Kalkes sowie der Intercellularen, oder mit anderen Worten, er erlaubt nur die Ausbildung der Gefässbündel im engeren Sinne, während die Zellen grösstentheils über ihre normale Grösse heranwachsen und die Epidermis zerrissen wird.

Dritter Abschnitt. Peronosporeen.

I. Cystopus candidus und Peronospora parasitica auf Brassica nigra.

Beide Pilze fand ich auf der genannten Nährpflanze; bisweilen kommen sie sogar in einem Individuum vor[1]). Sie verursachen bei den Cruciferen bekanntlich[2]) ansehnliche Hypertrophien des Stengels und der Blüthe; werden die Blätter auch befallen, so verändern sich diese am wenigsten. Weil der Einfluss der beiden Pilze auf der genannten Nährpflanze gleich zu sein scheint, werden sie hier zusammen behandelt.

An Tausenden von Exemplaren dieser Pflanze, welche ich im Monat August 1891 und später untersuchte, fand ich Hypertrophien des Blüthenstandes, niemals der unteren Stengeltheile oder des Blattes. Hier wird entweder nur eine Blüthe mit dem angrenzenden Stengeltheile ergriffen, welche sich dann colossal vergrössern unter anfangs normaler Ausbildung der übrigen Blüthen (Fig. 2, Taf. XIX), welche aber später mit ihren Stielen der Atrophie anheimfallen (Fig. 1, Taf. XIX), oder der ganze Stengel und alle Blüthenstiele sind hypertrophirt, letztere dann kegelförmig (Fig. 5) und an ihrer Spitze nur versehen mit bald vertrocknenden Ovarien (o). Wie sich leicht erwarten lässt, finden sich allerhand Uebergänge zwischen diesen beiden Extremen, wie z. B. Fig. 3 zeigt, wo zwei Blüthen gänzlich hypertrophirt sind, während die älteren schon zu vertrocknen anfangen und die übrigen sich wahrscheinlich wie in Fig. 5 verhalten werden. Im erstgenannten Fall finden wir die für andere Cruciferen öfters erwähnten, ganz und gar vergrösserten und vergrünten Blüthen (Fig. 1, 4 und 6), welche den normalen Plan unverändert zeigen, doch die sonderbarsten Gestalten ihrer zusammensetzenden Theile hervorbringen. Einmal fand ich einen gestielten Becher (Taf. XIX, Fig. 4, b) anstatt eines Kronenblattes.

1) Luerssen, Syst. Bot. I, p. 79.

2) Frank, Krankh. der Pflanzen, p. 409 und 416.

Das andere Extrem erzeugt Blüthenstiele, welche zwölf- bis fünfzehnmal dicker sind als die normalen!

Nur selten fand ich auf den erkrankten Theilen die reinweissen Blasen der Conidienlager des Cystopus candidus, bisweilen auch den weisslichen Schimmelüberzug der Peronospora parasitica. Alle untersuchten Theile enthielten Oosporen, welche, wenn sie reif waren, immer ein mit Warzen und gewundenen Kämmen besetztes, gelbliches Episporium besitzen. In Stengeln mit Cystopus-Conidien fand ich bisher nur sehr junge Oosporen.

Die anatomischen Veränderungen, welche beide Pilze zu verursachen im Stande sind, scheinen, wie schon hervorgehoben, gleich zu sein[1]). Sie können daher hier behandelt werden, ohne dass es immer ausdrücklich gesagt zu werden braucht, welcher Fall gerade vorlag. Ich bemerke aber, dass ich hauptsächlich oosporenhaltige Hypertrophien untersucht habe, schon aus dem einfachen Grunde, weil diese viel zahlreicher sind als conidienbildende. Wir werden bald sehen, dass es bei anderen Cruciferen gerade umgekehrt ist.

Die anatomischen Veränderungen, welche die Pilze hervorrufen, sind folgende:

Der Stengel zeigt normal (man vergl. Fig. 29, Taf. XX) eine dickwandige, schmalzellige Epidermis, eine äussere, chlorophyllhaltige, innere, chlorophylllose Parenchymschicht (pa), Phloem (ph) und einen continuirlichen Holzring (x), welcher das parenchymatische Mark (m) umgiebt. Dieses zeigt im Blüthenstand eine centrale Höhle.

Ich bemerke hier sogleich, dass alle weiter zu erwähnenden Cruciferenstengel einen ungefähr gleichen Bau zeigen, und dass ich also immer auf diese Beschreibung und Figur verweisen kann.

Die erkrankten Stengel der beiden Haupttypen der Hypertrophien unterscheiden sich in wichtiger Hinsicht und müssen demnach gesondert beschrieben werden. Ist der Stengel nur mässig verdickt, und trägt er eine oder ein Paar hypertrophirte Blüthen (Fig. 1, Taf. XIX), dann zeigt er den gewöhnlichen Gefässbündelkreis, jedoch stellenweise ohne interfasciculares Cambium oder dessen Bildungen inmitten eines unregelmässigen, aber gleichförmigen Parenchyms, welches die Oosporen enthält. Dieses führt an der Peripherie

1) Es war anfangs meine Absicht, diesen Punkt genauer zu untersuchen; leider hatte ich dazu nicht mehr Gelegenheit.

solche aber nicht, sondern Chlorophyll und ist hier von einer Epidermis umkleidet, deren Zellen entsprechend dem grösseren Durchmesser des pilzhaltigen Stengels in tangentialer Richtung stark gedehnt (Taf. XXII, Fig. 52) und polyedrisch geworden sind. Die Gefässbündel sind es im Gegentheil in radialer Richtung. Das Phloem zeigt den normalen Bau, öfters z. B. deutlichen Callus. Auch die primären Gefässe sind normal, die secundären sind aber stellenweise unvollkommen. — Eine centrale Höhle findet sich nicht vor.

Der in Fig. 5 abgebildete Stengel zeigt einen viel weniger regelmässigen Bau. Die ursprünglichen Gefässbündel liegen hier nicht mehr in einem Kreis, und das Parenchym ist durchsetzt von zahllosen kleineren, accessorischen Bündelchen. Sie enhalten stellenweise unvollkommene Spiralgefässe. Die Epidermis zeigt auf dem Querschnitt des Stengels ebenfalls eine tangentiale Dehnung. Ihre Zellen haben auch eine polyedrische Gestalt; doch haben sie ohne Zweifel nachträgliche Theilungen erfahren (Taf. XXII, Fig. 53). Die Spaltöffnungen sind immer am wenigsten verändert.

Der Blüthenstiel zeigt normal einen Bau wie der Stengel, nämlich vier Gefässbündel in einem Kreis (Taf. XX, Fig. 23), welche später im Fruchtstiel zu einem geschlossenen Holz- und Bastkörper werden. Sklerenchym ist nicht vorhanden. Collenchym bildet sich später aus.

Vom Pilze ergriffen verhält er sich auch wie der Stengel in zweierlei Weise. Ist er ungefähr cylindrisch und trägt er eine hypertrophirte Blüthe (wie Fig. 1, 4, 6), dann enthält er einen Gefässbündelkreis und nur stellenweise interfasciculares Cambium (Taf. XX, Fig. 26). Ist er aber konisch und trägt er nur ein atrophirtes Früchtchen (wie Fig. 5), dann ist gar kein interfasciculares Cambium da und im Parenchym verlaufen zahllose, accessorische Bündelchen, welche mit jenen des Stengels in Verbindung stehen (Taf. XX, Fig. 25). In beiden Fällen strotzt das Parenchym von Oosporen und die Ausbildung des Fruchtstiels (Fig. 24) kommt nicht zu Stande.

Die Blüthe. Alle Theile sind, wie schon oben angedeutet, angeschwollen, grün und enthalten zahlreiche Oosporen. Das Parenchym ist überall von accessorischen Gefässbündelchen durchsetzt.

Der Kelch wird vom Pilze am wenigsten verändert; die Krone dagegen wohl am stärksten; die Blätter zeigen die mannigfachsten Gestalten, sind grün anstatt gelb und zeigen auch in ihrem untersten Theile, wo sonst nur ein Gefässbündel ausgebildet ist, die accessorischen Bündelchen.

Auch die Anthere ist beträchtlich umgestaltet. Nur die unteren Theile der Staubbeutel sind entwickelt und enthalten Pollenkörner. Der obere Theil ist atrophirt und das Ganze ist demzufolge dreieckig. Der Staubfaden zeigt ein deutliches Cambium (Taf. XXII, Fig. 51, c) und accessorische Bündelchen (Taf. XX, Fig. 22).

Das Ovarium wird viel dicker, doch bleibt es kürzer als im normalen Zustande. Von den eigenthümlichen Gewebedifferenzirungen, welche die Dehiscenz der reifen Frucht vorbereiten[1]), ist nichts zu bemerken. Die Samenknospen atrophiren.

Der Pilz verursacht also in Brassica nigra:

1. eine Anschwellung der befallenen Theile unter Vergrösserung der Zellen;
2. eine erhöhte Chlorophyllbildung;
3. ein Unterbleiben der interfascicularen Cambiumbildung;
4. ein Auftreten der accessorischen Gefässbündel;
5. eine intrafasciculare Cambiumthätigkeit (in den Staubfäden);
6. ein Unterbleiben der Gewebedifferenzirungen der Fruchtwand;
7. ein Vertrocknen der Samenknospen.

Im Allgemeinen ergiebt sich, dass der Bau der erkrankten Pflanzentheile dem Jugendzustande zwar etwas ähnlicher ist, als bei den gesunden gleichen Alters der Fall ist (3, 6); doch erhellt aus Punkt 2, 4 und 5, dass auch wichtige Neubildungen unter dem Einfluss des Pilzes stattfinden.

II. Cystopus candidus auf Sisymbrium officinale.

Der Pilz ruft bei dieser Pflanze Erscheinungen hervor, welche im Grossen und Ganzen mit jenen für Brassica nigra beschriebenen

1) Siehe später unter Sisymbrium pannonicum.

übereinstimmen. Gewöhnlich sind hier die Spitzen der Infloreszenzen hypertrophirt. Die Achse ist dann angeschwollen sammt den Blättern, welche sie trägt (Taf. XIX, Fig. 10). Achsen mit hypertrophirten Blüthenstielen und atrophirten Blüthen habe ich nicht gefunden. Ebensowenig erkrankte Blätter. Die Dimensionen sind weniger colossal, und die Anatomie ist weniger verändert. Die Parenchymzellen enthalten überall in Menge die jungen Oosporen. Conidien fand ich nur selten, jedoch sowohl am Stengel wie an Blüthentheilen.

Der hypertrophirte Stengel zeigt noch einen vollständigen Cambiumring, während im normalen die Cambiumthätigkeit schon längst erloschen ist. Erstere fand ich sehr reich an Stärke, welche ich bei Brassica vermisste. Accessorische Gefässbündelchen fand ich nur in der Wand des hypertrophirten Ovariums.

Der Pilz verursacht daher in Sisymbrium officinale:

1. eine Anschwellung der befallenen Theile unter Vergrösserung der Zellen;

2. eine erhöhte Chlorophyllbildung (in der Krone);

3. eine länger andauernde Thätigkeit des intrafascicularen Cambiums;

4. ein Auftreten accessorischer Gefässbündelchen in der Wand des Ovariums;

5. ein Unterbleiben der Gewebedifferenzirungen der Fruchtwand;

6. eine Anhäufung transitorischer Stärke und

7. ein Vertrocknen der Samenknospen.

Die Uebereinstimmung mit der Wirkung bei Brassica nigra ergiebt sich zumal bei näherer Betrachtung der genannten Punkte. Die Unterschiede sind grösstentheils einfache Folgen der Thatsache, dass die Sisymbriumhypertrophie in jüngerem Zustande zur Untersuchung kam als diejenige der Brassica-Art; daher bei der erstgenannten die Anhäufung von Stärke und das noch immer thätige intrafasciculare Cambium, welches natürlich zur Radialstreckung der Gefässbündel führen muss (vergl. p. 520).

Nur der vollständige, obwohl dünnere Holzring des Sisymbriumstengels findet sich nicht bei Brassica, doch betrachte ich auch dieses nur wie einen Unterschied, welcher eine directe Folge ist des Alters des Stengeltheils zur Zeit des Befallenwerdens.

Ich kann hier noch hinzusetzen, dass ich später auch Sisymbrium officinale von Peronospora parasitica befallen fand. Die Erscheinungen, welche dieser Pilz in seiner Nährpflanze hervorruft, sind jenen der von Cystopus verursachten durchaus ähnlich. Die ganze Spitze der erkrankten Infloresцenzen war mit dem weisslichen Schimmelüberzug bedeckt. Alle Theile sind einigermassen hypertrophirt. Im Stengel zeigten sich in Mark und Rinde junge Oosporen.

III. Cystopus candidus auf Senebiera Coronopus.

Dieser Pilz tritt bei dieser Pflanze hauptsächlich in den Blättern auf; er verursacht hier die bekannten weissen Blasen, welche die Conidien enthalten. Im Spätsommer fand ich aber an einer Stelle zahlreiche hypertrophirte Inflorescenzachsen mit theils ebenfalls hypertrophirten (h), theils normalen (n) Früchtchen (Taf. XIX, Fig. 7). Sie enthielten die Oosporen. Hypertrophirte Blüthen habe ich nicht gefunden.

Die anatomischen Veränderungen des Stengels (Taf. XX, Fig. 29) sind jenen der Brassica nigra analog.

Die Gefässbündel, welche schwach ausgebildetes Holz zeigen und noch ein Cambium haben (Fig. 50, Taf. XXII), während im normalen Stengel die Cambiumthätigkeit längst erloschen ist, sind frei von einander und umgeben von einem sporen- und chlorophyllhaltigen Parenchym (Taf. XX, Fig. 30).

Die Fruchtwand ist ebenfalls von einem grosszelligen Parenchym gebildet, welches reichlich Sporen enthält. Hier und da zeigen sich accessorische Gefässbündelchen. Die normalen Gewebedifferenzirungen der Fruchtwand kommen nicht zu Stande. Die Samenknospen sind fehlgeschlagen.

Das Blatt zeigt entweder weisse Blasen, welche Conidien, oder leicht hypertrophirte, bleiche Stellen, welche Oosporen enthalten. Die anatomischen Veränderungen sind gering und nur directe Folgen der Anwesenheit der Hyphen. Das gesunde Blatt zeigt Stärke nur rings um die Gefässbündel, das erkrankte aber in fast allen Zellen. Ich habe nur Blattstellen mit sehr jungen Oosporen untersucht.

Wenn letztere reif sind, wird die grösste Stärkemenge auch hier wohl verschwunden sein. Weiter fand ich nur normale Ring- und Tüpfelgefässe.

• Wir können diese Resultate kurz zusammenfassen:

1. Cystopus candidus befällt die Blätter der Senebiera, ohne hier wichtige anatomische Veränderungen hervorzurufen, und bildet dort entweder Conidien oder Sporen.

2. Er befällt die Inflorescenzen und verursacht unter Oosporenbildung hier eine Hypertrophie des Stengels, des Blüthenstiels und des Ovariums unter Vergrösserung der Zellen.

3. Er verursacht ein Unterbleiben der interfascicularen Cambiumbildung.

4. Er verursacht ein länger als normales Andauern der intrafascicularen Cambiumthätigkeit.

5. Er verursacht ein Unterbleiben der Gewebedifferenzirungen der Fruchtwand,

6. eine Bildung accessorischer Gefässbündelchen und

7. eine Anhäufung transitorischer Stärke.

Es ist auch hier wieder deutlich (3, 4, 5 und 7), dass die erkrankten Theile seit dem Jugendzustande weniger Veränderungen erlitten haben als die normalen gleichen Alters. Die Gefässbündelchen der Fruchtwand sind aber auch hier hinzugekommene Neubildungen.

Die Uebereinstimmung der Wirkung des Pilzes auf seine verschiedenen Wirthspflanzen zeigt sich zu gleicher Zeit immer deutlicher.

IV. Cystopus candidus
auf
Sisymbrium pannonicum.

Bei dieser Pflanze werden alle oberirdischen Theile unter ansehnlicher Hypertrophie vom Pilze befallen.

Der Stengel, welcher normal den Bau der übrigen Cruciferen zeigt, wird vom Pilze nur wenig geändert. Der Holzring z. B. bleibt continuirlich. Oosporen finden sich nur im Rindenparenchym oder fehlen ganz; in diesem Fall findet eine reichliche Conidien-

bildung statt. Zusammen scheinen diese Gebilde hier nicht vorzukommen.

Der Blüthenstiel hat schon grössere Veränderungen erlitten. Erkrankt ist er viele Male dicker (Taf. XIX, Fig. 9) als normal. Die Parenchymzellen sind grösser und enthalten die Oosporen, welche auch hier nicht immer vorhanden sind. Stellenweise fehlt das interfasciculare Cambium.

Die Blüthe zeigt grosse Uebereinstimmung mit jener der Brassica nigra. Sehr oft ist in der Inflorescenz nur eine einzige befallen (Fig. 9), dann sind gewöhnlich alle Theile hypertrophirt und vergrünt (Fig. 8), oder dieses ist nur der Fall mit dem Ovarium, während alle übrigen Theile verkümmert sind. Das angrenzende Stengelstück ist immer zugleich befallen, doch nur local und die übrigen Blüthen bilden normale Früchte (f) aus.

Etwas seltener fand ich den Fall, bei welchem eine ganze Achse befallen ist. Die Blätter bleiben dann klein; die Blüthen hypertrophiren dann alle in der schon beschriebenen Weise. Letzteres schien mir selten; vermuthlich weil viele gänzlich befallene Stengel wohl überhaupt keine Blüthen zu bilden im Stande sind. Der einzige gänzlich hypertrophirte Blüthenstand, welchen ich gefunden, hatte nur das untere Ovarium ausgebildet. Die meisten der in Fig. 1 abgebildeten Blüthen besitzen den Bau, wie wir ihn schon für Brassica nigra geschildert haben. Der Staubfaden bekommt aber keine secundären Bildungen; die Staubbeutel fehlen.

Das Ovarium, welches auch viel dicker, jedoch etwas kürzer wird als sonst, besteht aus Parenchym und zahlreichen, darunter auch accessorischen, Gefässbündeln (Taf. XX, Fig. 27). Es enthält im Parenchym überall Oosporen. Es zeigt also nichts von den hübschen Gewebedifferenzirungen, welche ein normales, gleiches Alter schon bei schwacher Vergrösserung (Taf. XX, Fig. 28) deutlich hervortreten lässt, obwohl sie bei stärkerer Vergrösserung des vom Viereck begrenzten Stückchens erst recht gut zu übersehen sind (Taf. XXIII, Fig. 59). Wie aus der Betrachtung der Abbildung des in Fig. 27 vom Rechteck begrenzten Stückchens bei stärkerer Vergrösserung hervorgeht (Taf. XXIII, Fig. 60), stellt die mit c angedeutete Linie eine Art Cambium dar, welches zumal nach innen deutliches Holz bildet. Dieses Cambium fehlt dagegen in der gleichalterigen, normalen Fruchtwand. Im jungen Ovarium ist es aber in gleicher

Weise entwickelt (Fig. 61). Innerhalb dieses Cambiums fand ich keine Oosporen. Auch fand ich in der übrigen Fruchtwand, wohl weil letztere grösstentheils schon ausgereift waren, nur Spuren von Stärke.

Sehr eigenthümlich ist es, dass die anderen Blüthen, deren Krone und Antheren atrophirt sind, im Ovarium nur Conidienbildung und zwar nach beiden Seiten, also auch innerhalb der Ovariumhöhle, zeigen.

Aeussere Gestalt und Anatomie sind aber die gleiche wie bei den erstbeschriebenen. Nur fand ich das Gewebe voll Stärke, aber weniger chlorophyllreich. Bisweilen ist auch die Hypertrophie etwas geringer und die Holzbildung etwas ansehnlicher.

In den beiden beschriebenen Fällen atrophiren die Samenknospen.

Ich bemerke hier auch wieder ausdrücklich, dass das Bild in Fig. 60 dem eines Querschnittes des Ovariums einer welkenden Blüthe sehr ähnlich ist (Fig. 61).

Wie sich die Frucht zur Sporenbildung verhält, so machen es immer auch der Stiel sowie das ihn tragende Stengelstück.

Das Blatt wird vom Pilze nur sehr wenig verändert. Am erkrankten Stengel bleibt es immer klein. Selbst an Stellen, wo eine reichliche Conidienbildung an der Unterseite stattfindet, ist das Palissadenparenchym noch unverändert erhalten.

Blätter mit Oosporen habe ich nicht gefunden.

Nach unseren bisherigen Kenntnissen verursacht also der Pilz hier:

1. eine Hypertrophie der Stengel und der Blüthentheile, öfters unter Vergrösserung der Zellen;

2. ein Kleinbleiben der Blätter;

3. ein Unterbleiben der Gewebedifferenzirungen der Wand der reifenden Frucht;

4. nur geringe Aenderungen in der Cambiumbildung;

5. eine erhöhte Chlorophyllbildung;

6. eine Bildung accessorischer Gefässbündelchen in der Fruchtwand und

7. eine Anhäufung transitorischer Stärke.

Weiter können wir noch hervorheben, dass die Bildung der Oosporen und der Conidien gleiche Folgen für den Bau des betreffenden Pflanzentheils hat, während sie einander ausschliessen.

Aus alledem erhellt, dass auch hier die Pflanzentheile dem jungen Zustande näher stehen, wie es auch für andere Arten schon beobachtet ist.

V. Cystopus candidus
auf
Capsella Bursa Pastoris.

Ueber diese Pflanze, welche wohl am häufigsten von Cystopus befallen wird[1]), brauche ich nur wenig mitzutheilen. Bekanntlich werden alle oberirdischen Theile der Pflanze befallen. Ich fand nur die weissen Conidienblasen; nie aber Oosporen.

Der Stengel, welcher den gewöhnlichen Bau hat, wird auch vom Pilze in ähnlicher Weise wie die Vorhergehenden verändert. Das intrafasciculare Cambium bleibt länger erhalten, während das interfasciculare in früh befallenen Stengeln sich nicht oder nur mangelhaft ausbildet.

In solchen Stengeln sind die Gefässe auch stellenweise unvollkommen.

Blüthe und Blüthenstiel zeigen beträchtliche Hypertrophie und die schon öfters beschriebene Anatomie.

Einfach hypertrophirte Ovarien sind viel zahlreicher als gänzlich hypertrophirte Blüthen.

Das Blatt zeigt schon grössere Abweichungen. Diese bestehen hauptsächlich in einem Unterbleiben der Parenchymdifferenzirung. Im erkrankten Blatte sind alle Zellen einander gleich. Zumal diese Eigenschaft macht auch hier die Uebereinstimmung mit dem Jugendzustande augenfällig.

Uebersicht der Befunde:

1. Cystopus candidus befällt alle oberirdischen Theile der Capsella und verursacht hier ansehnliche oder geringe Hypertrophie unter Vergrösserung der Parenchymzellen.

2. Er bildet nur Conidien.

3. Er verursacht eine erhöhte Chlorophyllbildung,

4. ein gänzliches oder theilweises Unterbleiben der interfascicularen Cambiumbildung,

---

1) Frank, Krankh. der Pflanzen, p. 416.

5. eine länger andauernde Thätigkeit des intrafascicularen Cambiums,

6. ein Auftreten der accessorischen Gefässbündelchen (in der Fruchtwand),

7. ein Unterbleiben der Gewebedifferenzirungen der Fruchtwand,

8. ein Unvollkommenbleiben der secundären Gefässe,

9. ein Vertrocknen der Samenknospen.

Die Uebereinstimmung der Pathologie mit dem Jugendzustande sowie mit jener der anderen Cruciferen erhellt auch hier ohne Weiteres.

VI. Cystopus Candidus
auf
Thlaspi arvense.

Bei dieser Pflanze fand ich im October die bekannten weissen Conidienblasen auf Blättern und erwachsenen, aber noch grünen Früchten, jedoch ohne jegliche Hypertrophie. Oosporen waren in den befallenen Theilen nicht gebildet. Auch anatomische Veränderungen, welche nicht directen mechanischen Einflüssen des Pilzes zuzuschreiben sind, wie z. B. die blasenförmige Hebung der Epidermis, waren nicht wahrnehmbar. Dieses Verhalten schien mir äusserst merkwürdig, weil es ganz allein dasteht.

Die Erklärung scheint mir nur möglich, wenn wir annehmen dürfen, dass Thlaspi gewöhnlich nicht von Cystopus befallen wird, dass aber die Blätter und Früchte in der ungünstigen Jahreszeit, in welcher sie sich entwickelt hatten, in schon ziemlich fortgeschrittenem Alter noch Empfänglichkeit für den Pilz erhalten hatten.

Während des Sommers hatte ich die Pflanzen am nämlichen Fundort öfters untersucht, ohne je ein befallenes Exemplar zu treffen.

VII. Bemerkungen über die Hypertrophien der Cruciferen.

Es ist im höchsten Grade bemerkenswerth, dass der Einfluss der Peronosporeen auf die verschiedenen Cruciferen in Details sehr verschieden, in der Hauptsache aber gleich ist. Eine Ausnahme

macht nur der sonderbare Fall von Thlaspi arvense. Sonst finden wir überall ein Anschwellen des Stengels und der Blüthentheile, letzteres öfters unter verstärkter Chlorophyllbildung, und an eventuell befallenen Blättern fast nur ein Gelbwerden der erkrankten Stellen.

Am interessantesten scheint es mir, dass, während alle übrigen hypertrophirten Blüthentheile der verschiedenen Arten einander entweder gleich sind oder nur geringfügige und nicht constante Verschiedenheiten zeigen, die hypertrophirten Ovarien gerade, entsprechend den Eigenschaften der reifen Früchte, sehr von einander abweichen (man vergleiche die Fig. 1, 4, 6, 7, 9 und 10 der Taf. XIX). Dieses scheint mir ein deutlicher Beweis, dass die erblichen Eigenschaften der Arten, obwohl sie vom Pilze beträchtlich beeinflusst werden, doch immer noch zur Geltung kommen. Weiter ist hier noch hervorzuheben, dass auch die Anatomie bei den verschiedenen Arten in gleicher Weise beeinflusst wird. Nur bei den grösseren kommen als wichtige Neubildung die accessorischen Gefässbündel hinzu.

Am sonderbarsten ist vielleicht wohl die Seltenheit der Conidien bei Brassica, während sie bei Capsella immer äusserst zahlreich sind. Die übrigen untersuchten Pflanzen nehmen zwischen diesen beiden Extremen eine Mittelstellung ein. Im Allgemeinen bilden sich in Blüthentheilen eher Oosporen (Brassica nigra), in Blättern eher Conidien [1]). Am strengsten ist diese Trennung durchgeführt bei Senebiera; doch fand ich in einigen wenigen Blättern auch Oosporen. Sie fehlt aber gänzlich bei Capsella und Sisymbrium pannonicum. Bei ersterer Pflanze bilden sich die Oosporen bekanntlich sehr selten, während alle Blüthentheile mit den bekannten weissen Blasen überdeckt sind, während bei letzterer in der einen Frucht Oosporen, in der anderen Conidien gebildet werden. Sisymbrium officinale nimmt wohl eine Mittelstellung ein. — Es ist klar, dass diese Bemerkungen nur gelten für die bisher beschriebenen Fälle. Vielleicht werden sich auch bei den untersuchten Arten Hypertrophien finden lassen, welche sich in Betreff der Sporenbildung ganz anders verhalten werden; man vergleiche auch de Bary l. c.

Ich will hier der Vollständigkeit halber noch hinzusetzen, dass an den nämlichen Orten, wo ich die befallenen Cruciferen sammelte,

---

1) Dies findet sich schon bei de Bary: Développement des Champignons parasites. Ann. de Sc. nat. Bot. T. XX, p. 28.

oft in grosser Anzahl andere Arten wuchsen, welche nie Erkrankung zeigten. Ich nenne hier: Sisymbrium Sophia und Columnae, Nasturtium silvestre, Diplotaxis tenuifolia und Farsetia incana; mehrere dieser Pflanzen werden bei Frank[1]) gerade als Nährpflanzen des Cystopus genannt.

Schliesslich will ich hier noch eine Beobachtung mittheilen an Brassica Napus. Ich fand nämlich an einem kränkelnden, sehr stark von schwarzen Blattläusen besuchten Exemplar die letzten Blüthen einiger Inflorescenzen in ähnlicher Weise hypertrophirt, wie oben für andere Arten beschrieben ist, ohne dass von Peronosporeen eine Spur zu entdecken war. Zumal die Ovarien waren unter Erhaltung der übrigen Blüthentheile stark vergrössert und gekrümmt, hatten aber den parenchymatischen Bau beibehalten. Die Zellen zeigten nie die ansehnliche Anschwellung, welche von den Peronosporeen bedingt wird. Es scheint daraus hervorzugehen, dass Aphiden[2]) und Peronosporeen ähnliche, jedoch wohl nicht identische Erscheinungen an Cruciferen hervorzurufen im Stande sind.

Auch diese Thatsache verdient meines Erachtens sehr der genaueren Untersuchung!

Vierter Abschnitt. Exoasci.

I. Exoascus Pruni auf Prunus Padus.

Ueber diesen Gegenstand kann ich mich sehr kurz fassen, weil die meisten Erscheinungen, welche der Pilz hervorruft, schon eingehend beschrieben worden sind. Ich betone hier nur die auch von mir bei den obengenannten Phanerogamen constatirte Thatsache, dass die Bildung des Steinkerns unterbleibt[3]), wie sie ganz im

1) Krankh., p. 417.

2) Man vergleiche: Magnus in Naturwiss. Rundschau, Jahrg. VI, No. 25 p. 6 des S. A. und J. Peyritsch, Zur Aetiologie der Chloranthien einiger Arabisarten, Pringsh. Jahrb. Bd. XIII.

3) Frank, Krankh. d. Pflanzen, p. 525.

Einklang mit meinen übrigen Befunden ist. Im Staubfaden[1]) ruft der Pilz nur eine ansehnliche Vergrösserung der Parenchymzellen hervor.

Letztere Erscheinung ist bis jetzt nur bei P. Padus gefunden und wohl noch nie abgebildet. Die Fig. 15 und 16, Taf. XX veranschaulichen das Aeussere der befallenen Blüthen. Man findet sie im Monat Mai von den Asken überdeckt. Nicht immer sind hier alle Staubfäden befallen, gewöhnlich finden sich einige normal ausgebildet (z. B. oben in Fig. 15). Die befallenen sind drei bis vier Mal dicker als sonst und auch ihre Parenchymzellen haben einen drei bis vier Mal grösseren Durchmesser. Die Staubbeutel sind meistens normal ausgebildet und mit Netzzellen versehen; auch enthalten sie keimfähige Pollenkörner.

Zu gleicher Zeit und in den nämlichen Blüthen fand ich die Asken auch auf der Aussenseite des unteren Kelchtheiles, nie aber auf der Krone, den Kelchzipfeln oder dem Ovarium. Letzteres bildet erst im nächsten Monat die vielgestaltigen Taschen (Fig. 13 und 14, Taf. XIX) aus. Sie finden sich öfters an einem Zweig mit normal ausgereiften Früchtchen (f).

II. Exoascus alnitorquus[2])
auf
Alnus glutinosa.

Bekanntlich verursacht dieser Pilz eine Hypertrophie der Bracteen der weiblichen Kätzchen, wodurch diese zu äusserst wunderbar gestalteten, sackartigen Organen werden, welche die Grösse der ganzen Infloresceuz fast erreichen[3]). Sie sind im August erwachsen, grün und mit einem weisslichen Anflug versehen, welcher von den Asken gebildet wird.

Nach der Sporenreife vertrocken sie sammt den Kätzchen und bleiben dann noch bis im Winter am Baume hängen. Im normalen Zustande stellen die Schuppen keilförmige, compacte Gebilde dar,

1) Sorauer, Pflanzenkrankheiten II, p. 277.

2) Sadebeck, Pilzgattung Exoascus, Hamburg 1884, p. 115.

3) Abbildung für A. incana bei Hartig, Lehrb. d. Baumkrankheiten, Fig. 49.

welche mit ihren spitzen Enden dem Stengel aufsitzen und mit ihren breiten, grünen Flächen nach aussen gewendet sind.

Sie sind gebildet von einem sehr unregelmässigen Parenchym, welches an der Aussenseite Chlorophyll führt und von Gefässbündeln durchsetzt ist. Diese besitzen einen mächtigen Xylemkörper mit verholzten Wänden und ein Phloem, welches von einer ebenfalls verholzten Sklerenchymscheide umgeben ist. Die Elemente des letzteren sind wenig ausgebildet. Das Holz besteht aus zahlreichen Fasern und einigen Spiralgefässen.

Oxalsauren Kalk habe ich nicht gefunden.

Die vom Pilze befallenen Schuppen sind, wie schon hervorgehoben, viele Male grösser, sackartig, öfters gekrümmt und verbogen. Sie bestehen aus einer dünnen Wand, welche zwei Hohlräume umschliesst.

Asken finden sich nur an der Aussenfläche. Das Parenchym ist viel regelmässiger als im normalen Zustande und hat ziemlich grosse Intercellularräume. Es führt an der Aussenseite immer noch Chlorophyll, an der Innenseite aber beträchtliche Mengen Stärke. Stellenweise finden sich auch Krystalldrusen.

Die Gefässbündel sind gänzlich verändert, obwohl es nicht so leicht ist, ihre Eigenthümlichkeiten richtig zu beschreiben. Sehr fällt das Fehlen aller Verholzung auf: in schwefelsaurem Anilin wird kein Theil gelb.

Weiter hat die deutlich collaterale Structur für eine anscheinend radiale Platz gemacht und alle Elemente sind ungefähr gleich eng. Die Spiralgefässe sind normal entwickelt; die Fasern haben aber keine verdickten Wände bekommen und sind demnach nicht von den Phloemelementen zu unterscheiden.

Die Unterschiede zwischen den normalen und den vom Exoascus befallenen Schuppen sind sehr eigenthümlich. Sie bestehen der Hauptsache nach in:

1. einem Auswachsen der Schuppen zu vielfach vergrösserten Organen, welche, anstatt compact zu sein, zwei Hohlräume enthalten;

2. einem Regelmässig- und Isodiametrischwerden der Parenchymzellen;

3. einem Unterbleiben der Verholzung;

4. einem Unterbleiben der Faserbildung;

5. einer Bildung von Krystalldrusen;
6. einer Anhäufung transitorischer Stärke.

Zwar geht im vorliegenden Falle aus Punkt 2, 3, 4 und 6 hervor, dass auch hier der pathologische Zustand grosse Uebereinstimmung zeigt mit dem Jugendzustande, doch hebt Punkt 5 einen sehr sprechenden Unterschied hervor, welcher in meinen Untersuchungen bisher allein dasteht[1]).

Fünfter Abschnitt. Ustilagineen.

I. Urocystis Violae auf Viola odorata.

Dieser Pilz verursacht an den meisten oberirdischen Theilen einiger Viola-Arten ansehnliche Anschwellungen, in welchen die Sporen gebildet werden[2]). Der kriechende Stengel der V. odorata kann damit über und über besetzt sein; Blätter und Blüthenstiele tragen deren auch immer welche. An der Fruchtbildung der Blüthen scheint er nicht zu hindern, weil letztere nie befallen werden.

Die Anschwellungen sind länglich bis rundlich, öfters nur einseitig entwickelt und gehen allmählich in den gesunden Theil über. Sie sind vielfach gekrümmt, sogar bis zur Bildung einer Schraube mit mehreren Windungen. Die anatomischen Veränderungen, welche der Pilz hervorruft, sind gewissermassen sehr eingreifend. Sie beschränken sich aber fast nur auf das Parenchym, welches unter dem Einfluss des Pilzes eine Neubildung anfängt, welche grosse Aehnlichkeit mit einem Callusgewebe und mit den Gallplasten[3]) hat. Die bereits erwachsenen Zellen theilen sich nämlich wiederholt der Quere nach, bald aber auch nach anderen Richtungen (Taf. XXIII, Fig. 57

1) Aehnliches beschreibt aber Vesque (Anatomie comparée de l'écorce. Ann. des Sc. nat. Ser. 6, T. II, 1875, p. 112) als eine Folge des Parasitismus von Synchytrium Mercurialis in den Blättern der M. annua.

2) Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten II, p. 193.

3) Beyerinck, Cynipidengallen, p. 52. Sehr schön findet sich dieses Gewebe auch in den Gallen der Cecidomyia Thalictri.

und 58). Es entsteht dadurch ein sehr kleinzelliges Gewebe, welches zur Bildung accessorischer Gefässbündel Anleitung geben kann, jedenfalls aber zur Anhäufung grösserer Mengen Nährmaterials dient und bei der Sporenbildung theilweise gänzlich verbraucht wird und Löcher bekommt. Bei der Betrachtung der einzelnen Pflanzentheile werden wir diesem Gewebe immer wieder begegnen und als Nährgewebe bezeichnen.

Der Stengel zeigt im erwachsenen Zustande eine Epidermis, Rindenparenchym, eine sehr deutliche Endodermis, einen Phloem- und einen Holzring. Letzterer ist sehr regelmässig und fast überall gleich dick. Er umfasst das Mark. — Hier sowie im Rindenparenchym finden sich Krystalldrusen.

Die hypertrophirten Stengeltheile, deren Sporen schon reif sind, zeigen eine Epidermis, welche schon stellenweise zerschlitzt ist, und anstatt des Rindenparenchyms das schon oben beschriebene Nährgewebe, dessen grosse Hohlräume mit Sporen angefüllt sind. Die Endodermis ist auch bei der Bildung des Nährgewebes betheiligt und demnach zerstört. Das Phloem bildet einen viel schmäleren und unregelmässigen Ring und auch das Holz hat eine entsprechende, unregelmässige Aussencontour. Seine Tüpfelgefässe sind stellenweise unvollkommen, Ring- und Spiralgefässe aber normal. Das Cambium ist in reger Thätigkeit begriffen. Im Mark sind die Krystalldrusen öfters auseinander gefallen. Im Nährgewebe sind sie nicht zu finden. Das Phloem zeigt wenig Veränderung; nur sind die Elemente weitlumiger.

Der Blattstiel ist normal ungefähr dreieckig mit stumpfen Ecken. Die Epidermis umschliesst drei Collenchymbündel, deren zwei die nach dem Stengel gekehrten Ecken einnehmen, während das dritte sich als ein schmales Band dazwischen findet. Das Parenchym enthält drei Gefässbündel, zwei sehr kleine, welche in den schon genannten Ecken verlaufen, und ein grösseres, welches von einer Parenchymschicht umgeben in der Mitte grosser Intercellularräume liegt. Er zeigt einen auf dem Querschnitt halbmondförmigen Holzkörper, welcher an der Aussenseite eine dünne Phloemschicht trägt.

Das Parenchym besitzt zahlreiche Krystalldrusen. In der Mitte einer Hypertrophie zeigt sich das grosse Gefässbündel fast unverändert. Das übrige ist aber ein von feinen Gefässbündelchen durchsetztes Nährgewebe, welches auch hier in seinen Hohlräumen die

Sporen enthält. Die Drusen sind nicht mehr zurückzufinden und die Epidermis ist zerschlitzt. Die Intercellularräume sind verschwunden ebenso wie das Collenchym.

Die Blattspreite besitzt im normalen Zustande ein ziemlich gleichförmiges Mesophyll mit zahlreichen Krystalldrusen. Bei der Bildung der Hypertrophie, welche meistens nicht stark, doch immer von Auftreibungen begleitet ist, theilen sich alle ihre Zellen mehrmals und es bildet sich ein Gewebe, welches sich von einem echten Meristem unterscheidet nur durch die Anwesenheit der grossen Chlorophyllkörner und Krystalldrusen, welche hier wohl bis zur Resorption des ganzen Gewebes erhalten bleiben.

Der Blüthenstiel zeigt normal unterhalb der Epidermis eine schwache, aber ununterbrochene Collenchymschicht und grosszelliges Parenchym, welches Krystalldrusen enthält. Die vier auf dem Querschnitt länglich-ovalen Gefässbündel bilden zusammen ein Viereck, welches von einer deutlichen Endodermis umgeben ist.

An den Stellen, wo die Sporenbildung stattfinden wird, konnte ich die Bildung des Nährgewebes verfolgen. Die Grenzen der ursprünglichen Parenchymzellen bleiben sehr deutlich erhalten. Die Drusen sind aber im wachsenden Gewebe nicht mehr zu finden. Die Gefässbündel und das Mark bleiben unverändert.

An der Ausbildung der Frucht scheint die Anwesenheit solcher Hypertrophien am Blüthenstiel nicht zu hindern: fand ich doch auch fast reife Früchte, deren Stiele zwei bis drei Anschwellungen mit reifen Sporen trugen. Blätter, deren Stiele in diesem Falle verkehren, welken aber frühzeitig ab. Wie aus dem Vorhergehenden erhellt, hat die Bildung der Hypertrophien am Stengel keinen oder nur einen geringen Einfluss auf das Leben der von ihm getragenen Organe.

Ganz und gar befallene Pflanzen können draussen sogar überwintern und zeigen die Krankheit im nächstfolgenden Sommer wieder.

Die Veränderungen, welche Urocystis Violae in Viola odorata hervorruft, sind nach dem oben Mitgetheilten folgende:

1. Eine Anschwellung der Stengel, Blätter und Blüthenstiele, welche öfter von beträchtlichen Verkrümmungen, jedoch nicht von einer Vergrösserung der Zellen begleitet ist.

2. Eine länger andauernde Cambiumthätigkeit im Stengel.

3. Eine secundäre Theilung des Rindenparenchyms oder des Mesophylls.

4. Ein Verschwinden der Intercellularräume.

5. Eine Ausbildung accessorischer Gefässbündelchen.

6. Ein Unvollkommenbleiben der secundären Gefässe.

7. Ein Auseinanderfallen, vielleicht ein Erlöstwerden der Drusen und

8. ein Zerreissen der Epidermis.

Aus alledem geht hervor, dass die vorliegenden Hypertrophien sich sehr wesentlich unterscheiden von jenen, welche wir bisher studirt haben. Fanden wir sonst die Ausbildung der primären Gewebe immer mehr oder weniger vom Pilze beeinträchtigt, hier sind sie im Gegentheil ganz normal ausgebildet, und es treten nur secundäre Veränderungen ein. Es ist deutlich, dass dieses verursacht wird durch den Umstand, dass die betreffenden Theile der Violapflanze viel später, nämlich wenn sie schon erwachsen sind, vom Pilze beeinflusst werden.

Demzufolge treten hier nur Neubildungen auf und ist die Hypertrophie dem Jugendzustande absolut nicht ähnlich.

II. Ustilago Maidis auf Zea Mais.

Dieser Pilz[1]) ist wohl einer der bekanntesten Brandpilze. Er erzeugt am Stengel seiner Nährpflanze die grössten mir zu Gesicht gekommenen Hypertrophien. Finden sich letztere im Kolben, dann werden auch die Früchte vergrössert und zur Sporenbildung verwendet. Immer wird die Körnerbildung ganz vereitelt. Sie sind für uns hauptsächlich darum interssant, weil in ihnen die bekannten Gefässbündel sehr beträchtlich verändert sind.

Ich gebe eine Abbildung eines Querschnittes (Taf. XXII, Fig. 55) sowie eines Längsschnittes (Fig. 56) eines Stengeltheils in der Nähe der Sporenagglomerate, weil eine Beschreibung allein unmöglich eine richtige Idee geben kann der sonderbaren Verzerrungen, welche die Gefässbündel erlitten haben. Zumal aus der Figur des Längs-

1) Frank, l. c. p. 431.

schnittes erhellt es, wie die Xylemelemente, deren Wände nicht verholzt sind, unvollkommen geblieben sind und einen geschlängelten Verlauf haben, während ich normal ausgebildete Siebgefässe gar nicht auffinden konnte.

Das umgebende Parenchym ist sehr reich an Stärke. An den Stellen, wo sich später die Sporenmassen ausbilden werden, erleiden die schon erwachsenen Parenchymzellen mehrfache Quer- und Tangentialtheilungen, durch welche auch hier ein Nährgewebe entsteht, dessen Zellen zwar an Form jenen des früher bei Viola odorata aufgefundenen nicht ähnlich sind, hauptsächlich weil die Theilungen dort bald in allerhand Richtungen stattfinden, jedoch auch hier reich mit Plasma angefüllt sind und dazu noch viel Stärke enthalten.

Es bildet auch hier zahlreiche Gefässbündelchen, deren Elemente noch kleiner und unregelmässiger sind als die bereits abgebildeten, und wird bald von den Hyphen zerstört. Diese verflechten sich nämlich zu anfangs kleinen, bald grösser werdenden soliden Körpern, welche rasch zusammenfliessen und in der Weise das Gewebe der Nährpflanze verdrängen. Sie sind anfangs weisslich und werden erst bei der Sporenreife schwarz.

Aus diesen Mittheilungen ergiebt sich, dass der Parasit auch hier erst auf das schon erwachsene Gewebe einen Einfluss übt, durch welchen die Parenchymzellen zu einer Theilung veranlasst werden, welche zur Bildung des Nährgewebes führt.

Es ist deutlich, dass die Uebereinstimmung mit der Wirkung der Urocystis auf Viola odorata eine sehr grosse ist.

Uebereinstimmung mit dem Jugendzustande ist hier ebensowenig wie dort zu constatiren.

Sechster Abschnitt. Myxomyceten.

Plasmodiophora Brassicae auf Brassica-Wurzeln.

Dieser Pilz verursacht die zuerst von Woronin[1]) untersuchten Kohlhernien. Sie kommen hauptsächlich an Wurzeln vor und finden

1) Woronin, Pringsh. Jahrb. XI, p. 548.

sich immer nur unter der Oberfläche der Erde. Nach den verschiedenen Angaben scheint die Anwesenheit des Parasiten nur jungen Pflanzen zu schaden, älteren aber wenig Nachtheil zu bringen. Die Hypertrophien sind viele Male dicker als die gesunden Wurzeltheile und gehen öfters allmählich in diese über. Wenn die Sporen ausgereift sind, verfaulen jene im Boden und stellen diese dabei in Freiheit.

Die anatomischen Veränderungen, welche unter dem Einfluss des Schleimpilzes zu Stande kommen, sind folgende:

Ich untersuchte eine junge, dünne Wurzel und fand hier eine Korkschicht in Bildung begriffen, ein etwas dickwandiges Rindenparenchym, undeutliches Phloem, ein thätiges Cambium und einen zusammenhängenden Holzkörper mit weiten Gefässen.

Eine Hernie dieser Wurzel, welche etwa viermal dicker war, zeigte auf dem Querschnitte ebenfalls ein Korkgewebe, dann ein grosszelliges, fast dünnwandiges Parenchym, welches viel Stärke und stellenweise die Plasmodien enthielt, ein ebenfalls undeutliches Phloem und ein Cambium, dessen ausserordentliche Thätigkeit die Hypertrophie verursacht hatte. Ich fand es an verschiedenen Stellen von einer Dicke, welche ein Fünftel von jener der ganzen Hypertrophie betrug.

An anderen Stellen ist es kaum stärker als im normalen Zustande entwickelt, doch hatten hier wahrscheinlich die nach der Aussenseite gebildeten Elemente schon ihre endgültige Gestalt und Grösse erreicht.

Nur die Gefässe, welche immer unvollkommen sind, besitzen verholzte Wände. Sie haben einen geschlängelten Verlauf und sind von einander getrennt durch dünnwandige, stellenweise stärkeführende, isodiametrische Zellen.

Aus dieser kurzen Schilderung des Baues unserer Pilzgallen ergiebt sich, dass meine Beobachtungen übereinstimmen mit jenen Woronin's (man vergleiche Fig. 24, 27 und 28 seiner Taf. XXXII), und ich habe den Resultaten dieses Forschers dann auch weniger hinzuzufügen als sie hervorzuheben, um sie weiter in dieser Abhandlung zu benutzen.

Die Plasmodiophora verursacht also an den Brassica-Wurzeln:

1. eine ansehnliche Anschwellung der befallenen Theile unter Vergrösserung der Rindenzellen;

2. eine abnormal kräftige, aber unregelmässige Thätigkeit des Cambiums;

3. ein Unvollkommenbleiben und geschlängelten Verlauf der Gefässe;

4. eine Anhäufung transitorischer Stärke.

Auch hier ist die Uebereinstimmung mit dem Jugendzustande demnach nicht zu verkennen.

Schlussfolgerungen.

Obwohl die Ernährungsverhältnisse in der vorliegenden Arbeit gerade nur wenig berücksichtigt sind, so wünsche ich doch hier anzufangen mit dem Vorschlag, die parasitischen Pilze nach der Weise, in welcher sie während des Wachsthums der betreffenden Pflanze die Ernährung beeinflussen, in vier Gruppen zu vertheilen. Sie sind folgende:

1. Die Kteinophyten, welche in der Einleitung schon genannt und umschrieben sind und von welchen hier kein einziges Beispiel besprochen worden ist; ihr Einfluss ist nur chemischer Natur.

2. Die Hypertrophyten, welche eine Hypertrophie des befallenen Pflanzentheiles verursachen; hierzu gehören die Mehrzahl der untersuchten Fälle. Ihr Einfluss ist immer chemischer sowie indirect anatomischer Natur.

3. Die Isotrophyten, welche nur geringfügige Veränderungen in dem Ernährungszustande der Wirthspflanze hervorrufen. Ihr Einfluss ist nur ein chemischer und directer. Beispiele sind Aecidium Thalictri, Asperifolii und Ptarmicae.

4. Die Atrophyten, welche die Veranlassung sind zur Atrophie wichtiger Organe, gewöhnlich der Blüthen (Puccinia suaveolens, Aecidium Euphorbiae und unter den hier nicht behandelten: Ustilago longissima, grandis u. s. w.). Ihr Einfluss ist immer chemischer, öfter auch indirect anatomischer Natur. Ich werde mich in den folgenden Seiten dieser neuen Kunstwörter bedienen.

Es ist deutlich, dass hier hauptsächlich die zweite Abtheilung besprochen werden muss, weil die erste und dritte für die Anatomie

ohne Gewicht sind, während von der vierten nur Puccinia suaveolens ausführlicher untersucht ist.

Als Hauptresultat ist aufzustellen, dass die meisten Hypertrophyten Ursache sind, dass die erkrankten Theile sich weniger vom Jugendzustande unterscheiden als die normalen gleichen Alters oder mit andern Worten: Der Parasit hindert mehr oder weniger die Ausbildung der primären oder jedenfalls jene der secundären Gewebe. In vielen Fällen treten zu gleicher Zeit Eigenschaften auf, welche die Pflanzentheile sonst nicht zeigen.

Ich werde die verschiedenen Fälle hier kurz zusammenstellen.

I. Die Uebereinstimmung mit dem Jugendzustande.

Am auffallendsten ist vielleicht die Unterdrückung der mechanischen Gewebe oder im Allgemeinen der Zellwandverdickungen. Wir wollen mit der Betrachtung dieser Fälle anfangen.

Die mechanischen Gewebe.

Das Collenchym, welches sich in verschiedenen Theilen der untersuchten Pflanzen findet, fehlt in den Hypertrophien, welche von unseren Pilzen verursacht werden. Es fehlt z. B. in Stengel und Blattstiel von Vaccinium Vitis Idaea, welche vom Exobasidium befallen sind, ebenfalls in den Stengeln von Rhamnus frangula und Crataegus Oxyacantha, welche respective Aecidium Rhamni und Roestelia lacerata enthalten.

Das Sklerenchym verhält sich ähnlich. Ich fand es auch im Stengel von Vaccinium und Crataegus, sowie im Blattstiel von Sanguisorba officinalis. Bei den beiden ersten Pflanzen wird seine Ausbildung durch die schon oben genannten, bei der letzteren durch Xenodochus carbonarius unterdrückt.

Die Steinzellenschicht der Früchte von Prunus Padus entwickelt sich nicht in den Taschen dieser Pflanze, und die eigenthümliche Structur der Fruchtwand der Cruciferen, welche das Oeffnen der Frucht beherrscht, kommt nicht zur Ausbildung, wenn letztere von Cystopus oder Peronospora befallen ist.

Die Verdickung und Verholzung der Markzellen kommt ebenfalls nicht zu Stande in den Vaccinium-Stengeln, welche von Exobasidium befallen sind.

Eigenthümlich ist es, dass die Hypertrophien in dieser Hinsicht übereinstimmen mit etiolirten Stengeln. Wir finden nämlich bei Rauwenhoff[1]) Folgendes mitgetheilt: „lorsque les tiges des plantes se développent dans l'obscurité l'épaississement des parois cellulaires fait généralement plus ou moins défaut ou reste imparfait."

Bald werden wir sehen, dass auch in anderer Hinsicht Hypertrophie und Etiolement miteinander übereinstimmen können.

Die Inhaltskörper der Zelle.

Das Chlorophyll wird in den meisten Hypertrophien nicht gebildet. Diese längstbekannte Eigenthümlichkeit tritt sogar auf unter dem Einfluss der meisten Isotrophyten. Eine Ausnahme, welche später noch besprochen werden muss, bilden die Cruciferen, welche von Peronosporeen befallen sind.

Ein schönes Beispiel liefern auch hier wieder die Vaccinium-Blätter, auch die Rinde dieser Pflanze sowie vieler anderer.

Der oxalsaure Kalk findet sich in Gestalt von Drusen in Blüthe und Blättern von Rhamnus frangula, fehlt aber in den nämlichen gleichalterigen von Aecidium befallenen Theilen. Im erkrankten Stengel derselben Pflanze sowie in den Roestelia-Hypertrophien vom Crataegus-Stengel sind die Drusen viel weniger zahlreich als sonst, und in den Exobasidium-Hypertrophien der Vaccinium Vitis Idaea ist das Salz nicht in Drusengestalt wie sonst, sondern in einer ganz andern abgesetzt.

Auch in dieser Hinsicht stimmen Hypertrophie und Etiolement überein. Rauwenhoff[2]) theilt nämlich von Polygonum cuspidatum Folgendes mit: „Il est encore digne de remarque que les noyaux cristalleux, ..., manquent entièrement chez la plante étiolé."

Sehr merkwürdig ist es auch, dass die nicht grünen Stellen bunter Blätter, welche sonst oxalsauren Kalk führen, sehr arm an

1) Formes anormales des plantes, Arch. Néérland XII; p. 25 des Separatabzuges.

2) l. c. p. 20.

dem Salz sind [1]), eine Eigenthümlichkeit, welche am stärksten in reinweissen Blättern hervortritt. Vielleicht trifft Schimper's Erklärung (S. 20 des S.-A.) auch für unsere Hypertrophien zu.

Die Stärke findet sich in vielen erwachsenen Hypertrophien in reichlicher Menge, wie sonst in jungen Pflanzentheilen, vor. Sie ist in dem gleichalterigen, gesunden Theile immer schon verschwunden. Ich fand diese schon öfters constatirte Erscheinung z. B. verursacht von Aecidium Rhamni bei Rhamnus frangula und von Cystopus bei Sisymbrium officinale. Selbst bei Isotrophyten ist sie öfters sehr deutlich (Aecidium Ranunculi).

Die Befunde, welche die Stärke und den oxalsauren Kalk betreffen, scheinen mir wichtige Angriffspunkte zu geben beim Studium der chemischen Wirkung der Parasiten.

Die Intercellularräume

sind z. B. in der Rinde von Vaccinium und Crataegus sehr stark entwickelt. Sie bleiben dagegen sehr klein in den Anschwellungen, welche Exobasidium und Roestelia bei diesen Pflanzen verursachen. Sehr deutlich ist Aehnliches zu sehen in Blättern: hier finden wir in den erkrankten Stellen anstatt des Schwammparenchyms immer fast genau aneinander schliessende, beträchtlich vergrösserte Zellen (Blätter von Vaccinium mit Exobasidium, von Rhamnus, Urtica und Symphytum mit Aecidium u. s. w.).

Die secundären Gewebe.

In vielen untersuchten Fällen haben die Parasiten einen wichtigen Einfluss auf die Ausbildung der secundären Gewebe: gewöhnlich ist sie mangelhaft, bisweilen gänzlich unterdrückt. Ich bespreche erstens

das interfasciculare Cambium. Dieses wird z. B. nicht gebildet in den Cruciferenstengeln, welche zeitig von Peronosporeen befallen werden. Dasselbe fanden wir in den Stengelhypertrophien der Roestelia auf Crataegus. Es ist deutlich, dass hier die ansehnliche Verdickung nur eine Folge sein kann der immer auch sehr beträchtlichen Vergrösserung der Zellen.

---

1) Schimper, Bot. Zeit. 1888, No. 5 (p. 5 der S.-A.).

Die secundären Holzgefässe bleiben gewöhnlich unvollkommen, das heisst, die Querwände werden nicht resorbirt (Exobasidium auf Vaccinium, Roestelia auf Crataegus, Aecidium auf Rhamnus u. s. w.). Sie verlaufen zu gleicher Zeit mehr oder weniger geschlängelt und unregelmässig.

In den Hypertrophien der Plasmodiophora Brassicae werden sie nur in geringer Zahl gebildet, während das Cambium eine ungewöhnlich kräftige Thätigkeit zeigt. Es bildet aber fast nur Parenchymzellen.

Schliesslich will ich noch hinzusetzen, dass nicht nur in einigen Punkten Uebereinstimmung zwischen der Wirkung vieler Hypertrophyten und des Etiolements besteht, sondern dass jene eine allgemeine ist. Ohne Weiteres erhellt solches aus folgender Bemerkung über etiolirte Theile: „l'ensemble présente un caractère de développement imparfait, de jeunesse relative“ [1]). Unter diesen beiden abnormalen Umständen bleiben also Stengel u. s. w. dem Jugendzustande ähnlicher, als sonst erwachsene Theile zu thun pflegen.

II. Die neuen Eigenschaften.

Ich fasse unter diesem Titel alle Eigenschaften zusammen, welche in den Pflanzentheilen nur unter dem Einflusse des Parasiten auftreten. Es seien hier genannt:

Die Vergrösserung der Zellen muss hier an erster Stelle erwähnt werden, weil sie bei allen echten Hypertrophien auftritt. Sie bedingt grösstentheils die Anschwellung, sowie das Fehlen der Intercellularräume (Beisp.: Rinde und Blüthentheile von Vaccinium mit Exobasidium, fast alle Blattgallen u. s. w.).

Sie ist öfters begleitet von einer starken Ausdehnung in radialer Richtung (Mark der Aecidien-Gallen des Rhamnus-Stengels).

Auch die Vergrösserung der Zellen ist eine Eigenthümlichkeit, welche sowohl bei der Hypertrophie als beim Etiolement [2]) auftritt.

---

1) Rauwenhoff, l. c. p. 26. Aehnliche Bemerkungen bei Kraus, Pringsh. Jahrb. Bd. VII, p. 214.

2) Kraus, l. c. p. 215.

Die Färbung des Zellsaftes, welche von mir bis jetzt nicht untersucht wurde. Als schönstes Beispiel nenne ich auch hier wieder den rothen Zellsaft der Exobasidium-Gallen auf Vaccinium (man vergleiche die Abbildungen bei Woronin).

Die Chlorophyllbildung in der Blüthenkrone und den Staubfäden der Brassica nigra und Sisymbrium officinale unter dem Einfluss der Peronosporeen.

Die Krystalldrusenbildung in den durch Exoascus verunstalteten Bracteen von Alnus glutinosa.

Die accessorischen Gefässbündelchen im Stengel und anderen Theilen von Brassica nigra und anderen Cruciferen, welche von Peronosporeen befallen sind.

Die Meristembildung aus den erwachsenen Zellen der Viola odorata und Zea Mais unter dem Einfluss des Ustilagineen-Mycels und schliesslich die

aussergewöhnliche Sklerenchymbildung im Stengel des Cirsium arvense, welcher das Mycel der Puccinia suaveolens enthält.

Das Mycel des anderen Atrophyten (Aecidium Euphorbiae) übt bekanntlich keinen Einfluss auf den Bau des Stengels.

Zum Schluss dieser allgemeinen Betrachtungen möchte ich noch hervorheben, dass aus unseren Untersuchungen dasselbe hervorgeht, welches de Vries[1]) schon von den Zoocecidien bemerkt hat, nämlich dass auch hier „die Gallen nur aus solchen anatomischen Elementen aufgebaut sind, welche auch sonst in der sie tragenden Pflanze gefunden werden."

Amsterdam, Mai 1892.

1) Intracellulare Pangenesis, Jena 1889.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XIX.

Alle Figuren sind in natürlicher Grösse dargestellt. Bedeutung der Buchstaben: ca = Kelch, co = Krone, s = Anthere, o = Ovarium, f = Frucht, p = Blüthenstiel.

Brassica nigra.

Fig. 1. Blüthenstengel mit einer hypertrophirten Blüthe und einigen normalen, jungen Früchten (f). Die Staubbeutel sind nicht entwickelt.

Fig. 2. Junge Inflorescenz mit einer hypertrophirten Blüthe und zahlreichen normalen.

Fig. 3. Gänzlich hypertrophirte Inflorescenz mit einigen normalen Früchtchen (f) und zwei hypertrophirten Blüthen. Die Knospen haben alle hypertrophirte Stiele.

Fig. 4. Hypertrophirte Blüthe mit einem blattförmigen (co) und einem becherförmigen (b) Kronenblatt. Staubbeutel theilweise entwickelt.

Fig. 5. Hypertrophirter Stengel und Blüthenstiel (p) mit verkrümmten Ovarien (o).

Fig. 6. Regelmässig hypertrophirte Blüthe mit deutlichen dreieckigen oder hammerförmigen Staubbeuteln.

Senebiera Coronopus.

Fig. 7. Theil einer Inflorescenz mit einer normalen (n) und zwei durch Cystopus candidus hypertrophirten Früchten (h). Der erkrankte Theil des Stengels ist beträchtlich verdickt.

Sisymbrium pannonicum mit Hypertrophien des Cystopus candidus.

Fig. 8. Vorderansicht einer Blüthe, deren Ovarium weggeschnitten ist. Die Blüthe zeigt deutlich den ursprünglichen Bauplan.

Fig. 9. Theil einer Inflorescenz mit zwei normalen, noch unreifen Früchten (f) und einer hypertrophirten Blüthe. Zwischen den beiden Früchten ist auch der Stengel hypertrophirt.

Sisymbrium officinale, hypertrophirt durch Cystopus candidus.

Fig. 10. Gänzlich hypertrophirte Inflorescenzspitze mit einer Blüthe, welche den normalen Plan zeigt; von den übrigen sind einzelne Theile verkümmert.

Euphorbia Esula.

Fig. 11. Aecidientragendes Blatt eines von A. Euphorbiae befallenen Sprosses.

Fig. 12. Erwachsenes Blatt eines gesunden, blühenden Sprosses.

Prunus Padus mit Exoascus Pruni.

Fig. 13. Theil eines Fruchtzweiges mit einer wohlausgebildeten und einer verkümmerten Tasche; dazwischen eine normale Frucht (f).

Fig. 14. Eine Tasche, abgeschnitten.

Tafel XX.

In allen Figuren bedeutet:

e = Epidermis,	e' = Endodermis,
pa = Parenchym,	ch = Chlorophyllkörner,
sc = Sklerenchym,	co = Collenchym,
ph = Phloem,	x = Xylem,
c = Cambium,	m = Mark,
a = Stärke,	o = oxalsaurer Kalk,
sp = Sporen,	hy = Hyphen,
Ae = Aecidium,	sp' = Spermogonium.

Der Pfeil zeigt bei Querschnitten den Radius des Organs an; die Spitze ist immer nach der Peripherie gerichtet.

Die Fig. 17—33 sind alle mittelst des Mikroskops und der Camera lucida entworfen und nachher verkleinert.

Die geraden Linien deuten die Ränder des Präparats an.

Die kleinen Vier- oder Fünfecke innerhalb der Fig. 17, 19, 27, 28 und 30 deuten die Grenzen der auch bei stärkerer Vergrösserung gezeichneten Theile der Präparate an. Die Bilder finden sich auf den folgenden Tafeln.

Prunus Padus.

Fig. 15. Eine Blüthe, deren Staubfäden von Exoascus befallen sind, von vorn gesehen. Bei n sind einige normale Staubfäden $\pm$ 2 ×.

Fig. 16. Eine andere in Profilansicht; der vordere Theil des Kelches und drei Kronenblätter sind weggeschnitten. $\pm$ 2 ×.

Cirsium arvense.

Fig. 17. Querschnitt eines von Puccinia suaveolens befallenen Stengels mit vier Gefässbündeln, welche die abnormale Sklerenchymbildung (sc'') zeigen. Die Grenze zwischen dem secundären (x) und dem primären (x') Holz ist deutlich. Letzteres ist aber nicht von einer deutlich gesonderten Sklerenchymscheide umgeben. 20 ×.

Fig. 18. Querschnitt des normalen Stengels im Herbst. Das primäre Holz (x') ist von einer deutlich gesonderten Sklerenchymscheide (sc') umgeben. 20 ×.

Sanguisorba officinalis.

Fig. 19. Querschnitt eines Blattstiels an der von Xenodochus carbonarius befallenen Seite mit drei Gefässbündeln. Collenchym (co) und Sklerenchym (sc) sind nur an der nicht erkrankten Seite ausgebildet. 20 ×.

Fig. 20. Querschnitt eines normalen Blattstiels mit einem Gefässbündel. 35 ×.

Brassica nigra.

Fig. 21. Querschnitt eines Staubfadens. 20 ×.

Fig. 22. Querschnitt eines hypertrophirten Staubfadens mit zahlreichen accessorischen Gefässbündelchen (x'). 20 ×.

Fig. 23. Sector eines Querschnitts des Blüthenstiels. Das Ganze hat vier getrennte Xylemkörper (x). 35 ×.

Fig. 24. Sector eines Querschnitts des Fruchtstiels mit geschlossenem Holzring (x). 35 ×.

Fig. 25. Querschnitt eines hypertrophirten Blüthenstiels des Taf. XIX, Fig. 5 abgebildeten Stengelstücks mit zahlreichen accessorischen Gefässbündelchen (x'). ph und x zeigen den ursprünglichen Gefässbündelkreis an. 20 ×.

Fig. 26. Querschnitt des Stiels einer hypertrophirten Blüthe (wie Fig. 1, 3, 4 oder 6, Taf. XIX) in der Nähe der Anheftungsstelle am Stengel genommen. Das Cambium (c) ist stellenweise deutlich interfasciculär. 20 ×.

Sisymbrium pannonicum.

Fig. 27. Querschnitt eines durch Cystopus candidus hypertrophirten Ovariums (wie Fig. 9, o, Taf. XIX). Die linke Hälfte ist grösstentheils nicht abgebildet; c deutet ein cambiumähnliches Gewebe an; bei x' einige accessorische Gefässbündelchen. 20 ×.

Fig. 28. Querschnitt der erwachsenen, aber noch nicht reifen Frucht. Die Gewebedifferenzirungen sind angedeutet. 20 ×.

Senebiera Coronopus.

Fig. 29. Sector eines Stengelquerschnitts (in der Inflorescenz). 20 ×.

Fig. 30. Querschnitt der von Cystopus candidus hypertrophirten Inflorescenzachse (Taf. XIX, Fig. 7). Zwei Segmente des sporenhaltigen Parenchyms sind weggeschnitten. Die Gefässbündel sind nicht durch Producte eines interfascicularen Cambiums verbunden und zu gleicher Zeit aus ihrer normalen Lage gerückt. 20 ×.

Rhamnus frangula.

Fig. 31. Medianer Längsschnitt eines Blüthenstiels. 35 ×.

Fig. 32. Dasselbe eines von Aecidium Rhamni hypertrophirten Blüthenstiels. Es fehlen hier die Drusen (o) sowie die Hohlräume (s), dagegen ist die Stärke (a) mehr verbreitet. 35 ×.

Tafel XXI.

Vergrösserung aller Figuren, mit Ausnahme der Fig. 37, 150 ×. Alle sind mit der Camera lucida gezeichnet. Bedeutung der Buchstaben wie auf Taf. XX.

Vaccinium Vitis Idaea.

Fig. 33. Querschnitt eines von Exobasidium Vaccinii hypertrophirten Stengels, dessen Cuticula (cu) noch nicht gesprengt ist. Die Hyphen sind der Einfachheit der Zeichnung halber nur an der Peripherie gezeichnet.

Fig. 34. Querschnitt eines normalen Stengels gleichen Alters als Fig. 33. i = Intercellularräume.

Fig. 35. Tangentialschnitt der Rinde eines von Exobasidium Vaccinii hypertrophirten Stengels mit zwei Zellen, welche oxalsauren Kalk (o) in ungewöhnlicher Krystallform enthalten.

Fig. 36. Tangentialschnitt der normalen Rinde. Drusen in den zerrissenen Zellen. i = Intercellularräume.

Rhamnus frangula.

Fig. 37. Querschnitt eines Stengels mit innerer Aecidienbildung des Ae. Rhamni. 35 ×.

Fig. 38. Tangentialschnitt der Rinde des hypertrophirten Stengels mit dem Mycel (hy) des Ae. Rhamni und drei kleine Drusen (o).

Fig. 39. Tangentialschnitt des normalen Stengels mit drei grossen und zwei kleineren Drusen. s = Schleimhohlraum.

Fig. 40. Tangentialschnitt des Holzes des von Aecidium Rhamni hypertrophirten Stengels mit unvollkommenen Gefässen.

Fig. 41. Querschnitt eines jungen Stengels; der Holzring wird erst später vollkommen.

Fig. 42. Querschnitt einer von Aecidium Rhamni verursachten Stengelhypertrophie gleichen Alters. Die Drusen sind bei der Präparation ausgefallen. Das Mycel ist der Einfachheit der Zeichnung halber nicht gezeichnet.

Crataegus Oxyacantha.

Fig. 43. Querschnitt einer von Roestelia lacerata verursachten Stengelhypertrophie mit zwei isolirten Gefässbündeln in einem gleichförmigen, stärkereichen Parenchym.

Fig. 44. Wie oben: peripherischer Theil.

Fig. 45. Querschnitt eines normalen Stengels gleichen Alters; bei l ist der Anfang der Korkbildung angedeutet.

Tafel XXII.

Vergrösserung aller Figuren 150 ×. Sie sind alle mit der Camera lucida gezeichnet. Bedeutung der Buchstaben wie auf Taf. XX.

Symphytum officinale.

Fig. 46. Querschnitt eines Blattes mit dem Aecidium Asperifolii; bei p und p' die doppelte Palissadenschicht. Anstatt des Schwammparenchyms ein einförmiges Gewebe isodiametrischer Zellen fast ohne Intercellularräume.

Cirsium arvense.

Fig. 47. Stengelquerschnitt. Interfasciculares Gewebe eines erwachsenen Stengels (wie Fig. 18, Taf. XX); rechts der angrenzende Theil des Gefässbündels.

Fig. 48. Querschnitt eines Stengels, welcher das Mycel (hy) der Puccinia suaveolens enthält; stärker vergrössertes Bild des von dem Viereck in der Fig. 17, Taf. XX umgrenzten Theils. Interfasciculares Gewebe mit den angrenzenden Theilen der beiden nächsten Gefässbündel. sc'' deutet auch hier das abnormale Sklerenchym an.

Sanguisorba officinalis.

Fig. 49. Querschnitt eines Blattstiels an der Grenze der von Xenodochus carbonarius befallenen Seite. Stärker vergrösserte Abbildung des vom Viereck umgrenzten Theils der Fig. 19, Taf. XX.

Collenchym (co) und Sklerenchym (sc) sind nur an der pilzfreien Seite (links) ausgebildet. Rechts zeigen sich zwei Teleutosporen (sp). Auch die Endodermis (e') ist nur an der linken Seite deutlich.

Senebiera Coronopus.

Fig. 50. Querschnitt des Stengels, hypertrophirt durch Cystopus candidus. Stärker vergrösserte Abbildung des in Fig. 30, Taf. XX vom Fünfeck umgrenzten Theils.

Brassica nigra.

Fig. 51. Querschnitt eines hypertrophirten Staubfadens wie in Fig. 4 und 6, Taf. XIX. c ist das cambiumähnliche Gewebe.

Fig. 52. Stengelepidermis einer Hypertrophie wie in Fig. 1, Taf. XIX.

Fig. 53. Stengelepidermis der Hypertrophie in Fig. 5, Taf. XIX. Die Zellen zeigen dem grösseren Dickenwachsthum entsprechend nachträgliche Theilungen.

Fig. 54. Epidermis des normalen Stengels mit zwei Stomata. Die Zellen sind sehr schmal und in der Richtung der Stengelachse stark gedehnt.

Zea Mais, hypertrophirt durch Ustilago Maidis.

Fig. 55. Querschnitt des Stengels mit einem gänzlich verschobenen Gefässbündel. Das Parenchym ist sehr stärkereich (a).

Fig. 56. Längsschnitt wie oben. Die Verschiebung der Elemente ist hier noch augenfälliger.

Tafel XXIII.

Vergrösserung aller Figuren, mit Ausnahme der Fig. 61, 300 ×. Sie sind alle mit der Camera lucida gezeichnet.

Viola odorata, hypertrophirt durch Urocystis Violae.

Fig. 57. Querschnitt des Rindenparenchyms eines Blüthenstiels in nachträglicher Theilung begriffen.

Fig. 58. Längsschnitt des nämlichen Theiles.

Sisymbrium pannonicum.

Fig. 59. Querschnitt der erwachsenen, aber noch nicht reifen Frucht. Stärker vergrösserte Abbildung des in Fig. 28, Taf. XX vom Viereck umgrenzten Theils.

Fig. 60. Querschnitt eines durch Cystopus candidus hypertrophirten Ovariums. Stärker vergrösserte Abbildung des in Fig. 27, Taf. XX vom Viereck umgrenzten Theils.

Fig. 61. Querschnitt eines wachsenden Ovariums einer noch nicht welkenden Blüthe; 650 ×. Auch hier ist nur ein Theil des Gefässbündels abgebildet, welcher dieselbe Stellung einnimmt, wie jener der vorhergehenden Figuren. Die Uebereinstimmung ist deutlich.



Dipodascus albidus,

eine neue, geschlechtliche Hemiascee.

Von

G. de Lagerheim in Quito.

Mit Tafel XXIV—XXVI.

Es wird heute wohl allgemein angenommen, dass die Ascomyceten ihren Ursprung von den Phycomyceten nehmen. Der Ascus ist ein Sporangium, dessen Form, Grösse und Sporenzahl constant geworden sind. Wenn diese Anschauung richtig ist, müssen oder mussten nach den jetzt herrschenden Ansichten über die Entstehung der jetzigen Pflanzen Zwischenformen bestehen, welche Charaktere beider Pilzgruppen in sich vereinigen. In der That sind auch solche vorhanden; sie werden von Brefeld[1]) zur Familie Hemiasci zusammengefasst. Die bis jetzt bekannt gewordenen Gattungen dieser Familie, Protomyces Ung., Ascoidea Bref. et

1) Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie, IX, p. 91, Münster i. W., 1891.

2) Zu den Hemiasci stellt Ludwig noch die Gattung Physomyces Harz (vergl. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Band IX, 1891, Generalvers.-Heft, p. (188). Nach meiner Ansicht sind auch die Saccharomyceten (im Sinne Hansen's) hierher zu stellen; seitdem kürzlich Hansen bei diesen ein echtes Mycelium nachgewiesen, finde ich es sehr wahrscheinlich, dass sie selbstständige Pilze sind, mit den Taphrinen verwandt. Diese letzteren sollten eigentlich auch den Hemiasci zugezählt werden, da bei ihnen sowohl Form, Grösse als Sporenzahl des Ascus variabel sind.

Lind. und Thelebolus Tode, zeigen keine Andeutung an die Geschlechtlichkeit der Phycomyceten[1]). Es wäre jedoch sehr auffallend, wenn es nicht eine Zwischenform gäbe, welche irgend eine der Befruchtungsmodi der Phycomyceten oder wenigstens einen Andeutung dazu zeigte. Nach meiner Auffassung sind die bei Eremascus, Pyronema etc. beobachteten, der Ascusbildung vorangehenden Fusionen, auch wenn sie keinen Befruchtungsact darstellen sollten, wenigstens als eine Erinnerung daran anzusehen und etwas mehr als blosse zufällige Verschmelzungen. Bei den niederen Schlauchpilzen, den Hemiasci, können wir aber erwarten, dass einige ihre Geschlechtlichkeit noch nicht verloren haben, sondern dieselbe deutlich und unzweifelhaft zeigen. Es ist mir gelungen, eine dieser fraglichen, geschlechtlichen Zwischenformen aufzufinden, und werde ich in vorliegender Mittheilung ihre Entwickelungsgeschichte und Morphologie darstellen, so weit mir dieselben bekannt geworden.

Der interessante, kleine Pilz, den ich Dipodascus albidus n. gen. et spec. zu benennen mir erlaube, wurde auf folgende Weise entdeckt. Als ich im Februar (also in der Regenzeit) dieses Jahres mykologische Excursionen im Krater von Pululahua (Ecuador, prov. de Pichincha) machte, beobachtete ich an zwei angeschnittenen Exemplaren von „achupalla" (Puya sp., eine sehr grosse Bromeliacee mit dickem, verzweigtem Stamme) einen weisslichen Schleim, der aus den Wunden hervorquoll. Ich erinnerte mich der glücklichen Funde von Ludwig[2]) und Lindau[3]) und nahm deshalb etwas von der Schleimmasse mit nach Hause. Die sogleich vorgenommene mikroskopische Besichtigung derselben zeigte eine Menge von verschiedenen Organismen. Ausser zahlreichen, ziemlich grossen Maden war eine Unmasse von Anguilluliden darin vorhanden; zahlreiche amoebenartige Organismen wurden ebenfalls beobachtet. Von Pilzen enthielt der Schleim sehr zahlreiche oidiumähnliche Zellen von verschiedener Grösse, sehr viele Hefe-Zellen, verschiedene Bakterien und farblose Mycelien von wechselnder Dicke.

1) Wenn Protomyces von einem Chytridiaceen ähnlichen Pilze abstammt, was nicht unwahrscheinlich ist, könnte man allerdings die bekannte Fusion seiner Schlauchsporen als eine Erinnerung an die Copulation der Zoosporen, die bei Chytridiaceen vorkommt, auffassen.

2) Vergl. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1886, Band IV, Heft 11, p. XVII.

3) Vergl. Brefeld, l. c. p. 94.

An den dicksten Mycelfäden beobachtete ich eigenthümliche, lange, mit kleinen Sporen gefüllte Schläuche in allen Stadien der Entwickelung. Die Untersuchung lehrte auch, dass von den schlauchführenden Mycelfäden die grössten oidiumähnlichen Zellen herstammten. Ein Theil des interessanten Materials wurde sogleich in Alkohol conservirt. Das Uebrige wurde feucht gehalten in Papier aufbewahrt, bis ich wieder in Quito war. Als ich die Schleimmasse gleich nach meiner Rückkehr nach Quito untersuchte, hatte sie einen äusserst widerlichen, faulen Geruch angenommen; frisch roch sie stark nach Hefe.

Es wurde jetzt angestrebt, die in der Schleimmasse vorkommenden Pilze von einander zu trennen und rein zu kultiviren. Zu diesem Zweck wurde ein Theilchen davon in nicht neutralisirte Pflaumendecoct-Gelatine gethan, und die geimpfte Gelatine nach der Koch-schen Methode auf sterilisirte Glasplatten ausgegossen. Von den in der Schleimmasse beobachteten Pilzen gingen auf den Platten ein Fusarium, drei verschiedene oidiumbildende Hyphenpilze und mehrere Hefenpilze auf. Die erste Verdünnungsplatte enthielt nur wenige Colonien und eine unter diesen, die ganz frei und isolirt lag, erwies sich als der merkwürdige, schlauchführende Hyphenpilz. Von dieser ganz reinen Colonie wurden jetzt zahlreiche Culturen in verschiedenen Nährmedien angelegt und einem näheren Studium unterzogen. Als Nährmedien wurden verwendet Decoct von säuerlichen, getrockneten Pflaumen, von Maulthiermist, von Ananas und von Bananen, Pflaumen-Gelatine, gekochte Kartoffel und gekochte Macaroni[1]). Besonders geeignet erwiesen sich die Pflaumen-Präparate, der Ananas-Decoct[2]) und die Kartoffel zur Cultur des Pilzes. Je nachdem der Pilz in flüssigen oder festen Nährmedien cultivirt wurde, zeigte er ein verschiedenes äusseres Aussehen. Lässt man z. B. Oidien des Pilzes sich am Boden eines Reagensröhrchens, dass 5 cm hoch mit Pflaumendecoct gefüllt ist, entwickeln, so entstehen kugelige, weisse Mycelflocken. An der Oberfläche von Flüssigkeiten oder auf Nährgelatine, Nähragar oder Macaroni zeigt sich Dipodascus albidus als ein zarter, weisser, pulverig aussehender Schimmel. Auf gekochten

1) Vergl. Centralbl. f. Bakteriol. und Paras., Band XI, 1892, No. 5, p. 146.

2) Den Mykologen in den Tropen kann ich gekochte Ananas-Schnitte und Ananas-Decoct als Nährböden sehr empfehlen. Eine Menge von Schimmelpilzen entwickeln sich sehr üppig darauf.

Kartoffeln bildet er dicke, stachelige und fädige Auflagerungen von einer schwach gelblichen Farbe.

Wenn man Oidien in Pflaumendecoct in der soeben beschriebenen Weise zur weiteren Entwickelung bringt, so erhält man rein vegetative Mycelien. Solange sie nicht die Oberfläche der Culturflüssigkeit erreichen, entwickeln sie keine Art von Propagationsorganen, sondern bleiben steril. Das lebende Mycel ist immer farblos; nur der Inhalt abgestorbener Zellen nimmt eine gelbliche Farbe an, welche vielleicht von irgend einem im Pflaumendecoct vorhandenen Farbstoff herrührt. Die Verzweigung des Myceliums ist monopodial. Die Zweige werden fast ausschliesslich unmittelbar unterhalb oder oberhalb der Querwände gebildet (vergl. Taf. XXIV, Fig. 1). In ihrem Verlaufe sind die Hyphen septirt. Sie zeigen weder Schnallenfusionen noch vegetative (asexuelle) Anastomosen untereinander. Sie sind gerade oder schwach gebogen und bestehen aus langen, 6—10 μ breiten Zellen. Die Zellmembran ist ganz farblos, glatt und dünn. Unter ungünstigen Lebensverhältnissen entwickeln sich im Verlaufe der Hyphen eine Art Gemmen (Taf. XXVI, Fig. 45—47). Diese wurden beobachtet in einer alten, halb vertrockneten Cultur in Pflaumen-Agar. Das Mycelium war zum grössten Theil abgestorben und mit unregelmässigen, kurzen Zweigen und Aussackungen versehen. Einige Zellen und kleine, einzellige Zweige waren jedoch am Leben und hatten sich in Dauerzellen (Gemmen) umgewandelt. Sie waren gewöhnlich breiter als die abgestorbenen Zellen, hatten eine dickere Membran und waren reichlich mit Reservenahrung gefüllt. In frische Nährlösung gebracht, keimten sie wie Oidien aus. An den in Nährlösung am Boden des Culturgefässes gezogenen Mycelien bemerkt man in wenigen Tagen, wie die Hyphen von innen nach aussen abzusterben beginnen. Das Mycelflöckchen bleibt nur an der Peripherie am Leben. Gelingt es den Hyphen die oberste Schicht des Nährmediums zu erreichen, so bilden sie schnell Propagationsorgane, zuerst Sporenschläuche und nachträglich auch Oidien. Andere Vermehrungsarten konnten nicht beobachtet werden.

Um die zuerst auftretende Fructificationsform, die Sporenschläuche, bequem zu studiren, säet man am besten Oidien auf Pflaumen-Gelatineplatten in der Weise aus, dass sie sich isolirt entwickeln können. Man thut dies am einfachsten, indem man mit

der mit Oidien versehenen Platinnadel zahlreiche parallele Striche in die Gelatine macht. In den letzten Strichen haften nur wenige Oidien, die sich also ganz isolirt entwickeln können. Sie keimen leicht und schnell zu kleinen Mycelien aus, an welchen schon am zweiten Tage nach der Aussaat die Anlagen zu den Sporenschläuchen beobachtet werden können (Taf. XXIV, Fig. 1); an der Abbildung ist die gekeimte Oidie (o) noch sehr deutlich zu erkennen, der Sporenschlauch ist in seiner Entwickelung schon weit vorgeschritten. Die Sporenschläuche entstehen ausnahmslos durch Fusion von zwei Zellen, ähnlich den Zygosporen gewisser Mucorineen; von dieser Regel wurde keine einzige Ausnahme gefunden, obgleich sehr zahlreiche Culturen sorgfältig durchmustert wurden. Die Schlauchanlagen entstehen nur in der obersten Schicht des Nährmediums, ganz nahe der Oberfläche. An tiefer liegenden Hyphen oder an Luftfäden wurden keine Schlauchanlagen beobachtet. Die copulirenden Zellen, die Gameten, können entweder an derselben Hyphe oder an verschiedenen Hyphenzweigen zur Ausbildung gelangen, wie es z. B. unter den Algen bei den Zygnemaceen der Fall ist. Im ersten Fall entstehen sie auf folgende Weise. Jede von zwei Nachbarzellen treibt unmittelbar an der sie trennenden Scheidewand eine Ausstülpung hervor (Taf. XXIV, Fig. 2). Die beiden Ausstülpungen berühren sich von Anfang an nicht. Sie wachsen weiter, bis sie eine gewisse Grösse und eine eiförmige, birnenförmige oder rundliche Gestalt erhalten haben, treten jetzt miteinander in Berührung und verwachsen schliesslich mit einem Theil ihrer Membranen (Taf. XXIV, Fig. 3). Jetzt trennen sich die beiden Ausstülpungen von ihrer Mutterhyphe durch je eine Scheidewand; sie sind jetzt zu Gameten ausgebildet (Taf. XXIV, Fig. 5). Gewöhnlich sitzen die Gameten der Mutterhyphe direct an (Taf. XXIV, Fig. 5, 6). Nicht selten erscheinen sie aber mehr oder weniger gestielt (mit Suspensoren versehen) und zeigen in diesem Falle oft eine Neigung sich umeinander zu winden (Taf. XXIV, Fig. 4, 8, 9; Taf. XXV, Fig. 13, 14, 17). Zu einem eigentlichen Umwinden, wie z. B. bei Eremascus Eid., kommt es jedoch nicht. In seltenen Fällen entsteht der eine oder beide Gameten etwas entfernt von der Scheidewand und sind dann mit deutlichen Suspensoren versehen (Taf. XXIV, Fig. 12; Taf. XXV, Fig. 14, 17). In den weitaus meisten Fällen entstehen die Gameten in unmittelbarer Nähe von einander

an demselben Hyphenzweig. In jedem Präparat findet man jedoch Gameten, die an verschiedenen Verzweigungen des Mycels entstanden sind. Es entstehen an zwei naheliegenden Mycelzweigen je eine Ausstülpung, welche gegeneinander wachsen, bis sie sich berühren und sich darauf durch je eine Scheidewand von ihrer resp. Mutterhyphe abtrennen (vergl. Taf. XXIV, Fig. 11 und 11 b). Fast immer entstehen beide Gameten lateral an den Hyphen; sehr selten wandelt sich die Spitze eines Mycelzweigs zu einer Gametenzelle um (Taf. XXV, Fig. 15).

Bald nachdem die beiden Gameten in Berührung getreten sind und sich durch Querwände von den Mutterhyphen getrennt haben, fängt die sie trennende, doppelte Membran an sich aufzulösen, so dass eine offene Verbindung zwischen den Gameten eintritt (Taf. XXIV, Fig. 6—9). Das in der Trennungsmembran entstandene Loch ist gewöhnlich ziemlich klein, 4,5 μ im Durchmesser (Taf. XXIV, Fig. 6—9; Taf. XXV, Fig. 13—16); zuweilen ist die Oeffnung bedeutend grösser (vergl. Taf. XXIV, Fig. 1, 11, 11 b, 12; Taf. XXV, Fig. 16; Taf. XXVI, Fig. 31). Die Protoplasmamassen der beiden Gameten verschmelzen jetzt miteinander und ohne Zweifel geht jetzt der Befruchtungsact vor sich. Selbstverständlich habe ich mich bemüht, das Verhalten der Zellkerne bei diesem Verschmelzen der Protoplasmen nachzuweisen; leider konnte ich mit den mir in dem abgelegenen und halbcivilisirten Ort, wo vorliegende Untersuchungen ausgeführt wurden, zu Gebote stehenden Mitteln darüber nicht ins Klare kommen, so dass ich über die unsicheren Resultate lieber schweige[1]). Wenn ich also eine Copulation der Zellkerne nicht sicher habe constatiren können, so zweifle ich jedoch nicht daran, dass die fusionirenden Zellen bei Dipodascus Geschlechtszellen, Gameten, sind. Denn, wie ich schon hervorgehoben habe, entstehen die Sporenschläuche ausnahmslos durch das Fusioniren dieser Zellen. Dazu kommt noch als ein sehr wichtiges Moment, dass die von mir als Gameten bezeichneten Zellen nur dann weiterer Entwickelung fähig sind, wenn sie miteinander fusioniren. Ich habe nämlich einige Male Gameten

1) Hoffentlich wird von anderer Seite eine eingehende Untersuchung dieses hochwichtigen Punktes folgen. Ich bin jeder Zeit gern bereit, zu diesem Zwecke Reinculturen des Dipodascus herzugeben.

beobachtet, welche aus irgend einer Ursache nicht in Berührung miteinander getreten waren; in ihren Bemühungen, sich zu vereinigen verlängerten sie sich etwas, starben aber schliesslich ab, als ihre Bemühungen fehlschlugen; die Verlängerung hatte wahrscheinlich vor dem Ausbilden der sie von der Mutterhyphe trennenden Wand stattgefunden. Schliesslich ist noch hervorzuheben, dass bei Dipodascus sonst gar keine Verschmelzungen oder Anastomosen beobachtet wurden. Die Fusionirungen der schlauchbildenden Zellen können demnach keine zufälligen sein. Ebensowenig ist aus naheliegenden Gründen anzunehmen, dass die Zellen verschmelzen, damit eine grössere Protoplasmamenge zur Bildung des Sporenschlauches zur Verfügung stände, denn das Mycel ist ja septirt und ausserdem trennen sich die fusionirenden Zellen durch eine Scheidewand von der Hyphe ab. Alle diese Thatsachen zwingen mich zu der Annahme, dass in Dipodascus albidus ein Pilz mit sexueller Fortpflanzung vorliegt.

Kehren wir nach diesen Bemerkungen zu den bereits fusionirten Gameten zurück. Schon ehe sie sich durch die Scheidewände von der Mutterhyphe getrennt, erschienen sie reicher an Protoplasma und ärmer an Vacuolen als letztere. Nach der Ausbildung der Scheidewand und nach der Verschmelzung der Gameten ist dieser Unterschied noch mehr in die Augen fallend. Anfangs waren die Gameten gleich gross oder in der Grösse nur wenig verschieden, aber bald nach dem Fusioniren derselben macht sich eine Verschiedenheit in ihrer Grösse sehr bemerkbar (Taf. XXIV, Fig. 6—8; Taf. XXV, Fig. 16). Die Sache verhält sich so, dass nach dem Verschmelzen der eine der Gameten (der weibliche) an Grösse zunimmt, während der andere (der männliche) seine ursprüngliche Grösse beibehält. Die Zygote entwickelt sich von jetzt ab schnell weiter, indem der ehemalige weibliche Gamet zu einem Schlauch auswächst (Taf. XXIV, Fig. 10, 11, 11b, 12; Taf. XXV, Fig. 13). Das Protoplasma sammelt sich in dem oberen Theil des auswachsenden Schlauches und erscheint dunkel, körnig und feinvacuolig. An der Spitze des jungen Sporangiums erscheint das Protoplasma heller, fast körnerlos. Im unteren Theil des heranwachsenden Sporangiums treten allmählich grössere Vacuolen auf (Taf. XXIV, Fig. 10, 11). Wenn der Schlauch eine gewisse Länge erreicht hat, verjüngt er sich im oberen Theil, so dass er schliesslich,

wenn er seine definitive Grösse erlangt, eine ausgezogene Kegelform besitzt. Inzwischen hat sich das Protoplasma zum grössten Theil in dem oberen Theile des Schlauches angesammelt; im unteren Theile desselben treten sehr grosse Vacuolen auf, so dass das Protoplasma dort zu dünnen Scheiben reducirt erscheint. Das im oberen Schlauchtheil angesammelte Protoplasma erscheint jetzt stark körnig, und bald erkennt man, dass in demselben die Sporenbildung vor sich gegangen ist. Bei der Kleinheit der Sporen war es mir nicht möglich, den Vorgang der Sporenbildung näher zu verfolgen. Nicht das ganze Protoplasma wird zur Ausbildung der Sporen verbraucht, sondern ein beträchtlicher Theil davon bleibt als eine die Sporen umhüllende Zwischensubstanz übrig. Diese Zwischensubstanz hat eine gelbliche Farbe und erscheint stark lichtbrechend.

Die reifen Sporangien (Taf. XXV, Fig. 14—16) haben eine langgestreckte, kegelförmige Gestalt und eine stumpfe Spitze. Ihre Membran ist farblos, glatt und fest; an der Spitze des Sporangiums erscheint die Membran etwas dicker und hat nach innen eine wenig scharfe Contour, sie dürfte demnach an dieser Stelle weicher sein (Taf. XXV, Fig. 19). Die Sporangien sind fast immer gekrümmt, entweder an ihrer Basis oder in der Mitte, oder schwach S-förmig gebogen. Die Ursache dieser Krümmung ist nicht etwa der Heliotropismus, sondern sie hat ihren Grund in einem ausgesprochenen Aërotropismus der Sporangien. Die Schläuche sind gar nicht heliotropisch; überhaupt entwickelt sich unser Pilz ebenso vollständig bei Beleuchtung als bei Lichtabschluss. Wie im Anfang schon erwähnt, entstehen die Gameten nur in der obersten, also luftreichsten Schicht des Nährmediums. Die heranwachsenden Sporangien bemühen sich in die Luft herauszuwachsen und müssen sich deshalb in verschiedener Weise krümmen und biegen, da die Gameten keine bestimmte Orientirung zur Luft zeigen und die vegetativen Hyphen zuweilen das geradlinige Herauswachsen der Sporangien verhindern. Hiermit steht auch in Zusammenhang, dass die Sporangien sehr oft eine verschiedene Länge aufweisen. Einige derselben müssen sich nämlich stärker krümmen und eine grössere Strecke im Nährmedium durchwachsen, ehe sie in die Luft herausragen können als andere, welchen keine oder geringere Hindernisse begegnen. Ausserdem wird sowohl die Grösse als auch die Sporenzahl der Sporangien und zwar in viel höherem Grade durch den Gehalt an Nährstoffen beein-

flusst. Anfangs, wenn noch an Nahrung reichlicher Zugang ist, erscheinen die Sporangien gross und kräftig, aber allmählich werden sie kleiner, schmäler und sporenärmer, so dass ihre Grösse und Sporenzahl, je nach den äusseren Umständen, sehr wechselnd sein kann. Eben aus diesem Grunde habe ich unseren Pilz den Hemiasci zugezählt. An den Fig. 14—17 auf Taf. XXV ist die wechselnde Grösse der Sporangien zu erkennen; der Unterschied in Grösse und Sporenzahl kann aber ein noch viel bedeutenderer sein als in den abgebildeten Fällen. Constant bleibt aber immer die äussere Gestalt der Sporangien. Bald nach der Ausbildung der Sporen werden dieselben entleert. Das Sporangium öffnet sich an der Spitze, deren Rand sich etwas zurückbiegt, und sofort wird Spore für Spore entleert. Anfangs geht die Entleerung ziemlich schnell vor sich, später etwas langsamer und ruckweise. Die Sporen mitsammt der Zwischensubstanz werden als ein Faden ausgestossen, der sich vor der Mündung des Sporangiums sofort zu einer Kugel aufrollt, welche wie ein Köpfchen der Sporangienmündung aufsitzend bleibt (Taf. XXV, Fig. 18). Eine Cultur von Dipodascus mit zahlreichen entleerten Sporangien, bei schwacher Vergrösserung betrachtet, ähnelt deshalb einer Cultur von einer fructificirenden Mucorinee mit einfachen Sporangienstielen. Bei dem Entleeren der Sporen ändert das Sporangium keineswegs seine Form oder Grösse, so dass die hinaustreibende Kraft nicht in der Sporangienwand liegen kann. Vielmehr ist die entleerende Kraft in der wasserhellen Flüssigkeit im unteren Theile des Sporangiums zu suchen. Bei dem Entleeren sieht man nämlich, wie sich die dort liegenden grossen Vacuolen vergrössern. Es dürfte demnach in den reifen Sporangien ein Druck von unten auf die Sporenmasse wirken, welcher schliesslich so stark wird, dass die weiche Membran an der Spitze des Sporangiums platzt und die Sporen durch die entstandene Oeffnung herausgetrieben werden. Sämmtliche Sporen werden nicht aus dem Sporangium hinausgetrieben, sondern einige bleiben immer im obersten Theile des Sporangiums stecken (Taf. XXV, Fig. 17). Diese verstopfen die Mündung des Sporangiums und verhindern demnach, dass die quellende Substanz sich entleert. Dadurch wird ein frühzeitiges Collabiren des entleerten Sporangiums verhindert, welches, wie ich weiter unten näher auseinandersetzen werde, für die Sporenverbreitung von Bedeutung sein dürfte.

Die entleerten zu einer Kugel an der Mündung des Sporangiums zusammengehäuften Sporen sind durch die zähe Zwischensubstanz ziemlich fest mit einander verbunden. Es ist nicht leicht die Sporen vollständig von der klebrigen, zähflüssigen Zwischensubstanz, die sich nur äusserst langsam im Wasser auflöst, zu befreien. Dass die Zwischensubstanz in der That klebrig ist, davon kann man sich überzeugen, wenn man ein Sporangium in einem Präparat mit zahlreichen freien Oidien sich entleeren lässt. Ist das Präparat mit einem Deckgläschen bedeckt, so kann sich der herausgetriebene Sporenfaden nicht leicht zu einer Kugel aufwinden, sondern die entleerte Sporenmasse nimmt eine mehr oder weniger langgestreckte, sehr unregelmässige Form an. Dabei stösst sie öfters an freiliegenden Oidien, welche kleben bleiben und in die Bewegungen der heraustretenden Sporenmenge mitgerissen werden. Auch auf eine andere Weise kann man sich leicht von der Klebrigkeit der herausgetriebenen Sporenmasse überzeugen. Bringt man nämlich ein Deckgläschen mit einer Cultur in Berührung, die reich mit entleerten Sporangien versehen ist, so bleiben sämmtliche Sporenkugeln, die das Deckgläschen berührten, an dasselbe haften und lösen sich von der Sporangienmündung ab, wenn man das Deckgläschen entfernt. Diese ausgesprochene Klebrigkeit der Sporenmasse ist zweifelsohne für die Verschleppung der Sporen von Bedeutung. Die Zwischensubstanz wird weder von Alkohol noch von (kaltem) Ammoniak aufgelöst. Während die Oidien von Anilinfarben, z. B. Gentianaviolett, sofort tief gefärbt werden, so bleiben fast sämmtliche Sporen nebst der Zwischensubstanz bei derselben Behandlung ungefärbt. Da die Sporen eine sehr weiche Membran haben, so ist es deshalb vielleicht anzunehmen, dass die sie umhüllende Zwischensubstanz sie gegen schädliche Einwirkungen schützt.

Die Sporen (Taf. XXV, Fig. 20) sind einzellig, sehr klein, 4—5 μ lang und 3,5—4 μ breit, oval oder seltener rundlich, farblos und mit einer verhältnissmässig dicken, gelatinösen, glatten Membran versehen. Ihr Inhalt ist homogen. Die in der Sporangiummündung zurückgebliebenen Sporen sind sofort keimfähig, die herausgetriebenen zeigen erst nach einiger Zeit, in Nährlösung gebracht, Keimungserscheinungen. Bei der Keimung der ersteren, vergrössern sie zunächst ihr Volumen mehr oder weniger (Taf. XXV, Fig. 25; Taf. XXVI, Fig. 28, 29), ihre Membran wird verhältnissmässig viel dünner und

in ihrem Inhalt zeigen sich kleine Körnchen. Die Spore treibt darauf einen oder zwei Keimschläuche, die sich durch eine Scheidewand von der Spore trennen, weiterwachsen und sich septiren (Taf. XXV, Fig. 25, 26, Taf. XXVI, Fig. 27—29). Nachträglich können mehrere Keimschläuche von der ursprünglichen Spore gebildet werden (Taf. XXVI, Fig. 30). In Culturen mit schon erschöpfter Nährlösung zerfallen bald die Keimschläuche in Oidien (Taf. XXV, Fig. 24; Taf. XXVI, Fig. 27). Die aus dem Sporangium herausgetriebenen Sporen verhalten sich anders. In Nährlösung gebracht kann man an ihnen während der ersten Tage kaum eine Veränderung erkennen. Allmählich fängt aber die die Sporen einhüllende Zwischensubstanz an sich von aussen nach innen aufzulösen, und jetzt bemerkt man ein langsames Grösserwerden der Sporen, zunächst der peripherisch liegenden (Taf. XXV, Fig. 21). Gleichzeitig treten im Inhalt der sich vergrössernden Sporen Körnchen auf (Taf. XXV, Fig. 22). Die Sporen wachsen langsam heran und erlangen schliesslich eine ganz beträchtliche Grösse wie aus Fig. 23 auf Taf. XXV zu ersehen ist, welche mit derselben Vergrösserung gezeichnet worden ist als Fig. 20 auf derselben Tafel. Diese stark vergrösserten Sporen besitzen eine feste Membran, führen in ihrem Inhalt zahlreiche glänzende Körnchen und sehen ganz wie Dauerzellen aus. Die weitere Entwickelung dieser Zellen wurde nicht beobachtet. Ob die herausgetriebenen Sporen unter Umständen auch direct (mit Keimschlauch) keimen können, ist mir unbekannt geblieben. Eine hefeartige Sprossung der Sporen wurde niemals beobachtet.

Die Hyphe, welche ein Sporangium hervorgebracht hat, ist dadurch in keiner Weise erschöpft worden, sondern, wenn genügende Nahrung ihr zur Verfügung steht, treibt sie entweder neue vegetative Zweige (Taf. XXIV, Fig. 1), oder sie bildet ein neues Sporangium in der bekannten Weise aus (Taf. XXV, Fig. 16, 17). An der Stelle, wo sich ein Sporangium ausbildet, erscheint die Hyphe gewöhnlich etwas gekrümmt (Taf. XXIV, Fig. 1, 2, 5, 6, 7, 10).

Nach der Ausbildung einer Anzahl von Sporangien und nachdem das Mycel an Grösse zugenommen, entwickelt es die zweite Fruchtform unseres Pilzes, die Conidien. Diese entstehen immer in Form von Oidien (Taf. XXVI, Fig. 31). Zuerst entstehen die Oidien durch das Zerfallen von Luftfäden, später werden sie

auch in ausgiebiger Weise (wenn die Nahrung spärlicher wird) von den untergetauchten Mycelzweigen gebildet. Ueber das Entstehen der Oidien brauche ich nicht viele Worte zu verlieren, da dasselbe ganz mit der Oidienbildung von Endomyces Magnusii Ludw. übereinstimmt.[1]) Demnach entstehen die Oidien durch ein Zerfallen der Hyphen in basipetaler Richtung (Taf. XXVI, Fig. 31—33). Oft zerfallen sie zuerst in längere Stücke, die sich nachher in kleinere Stücke zertheilen. Wie die Fig. 31—44 auf Taf. XXVI zeigen, sind die Oidien von sehr wechselnder Grösse; alle diese Figuren sind mit derselben Vergrösserung gezeichnet worden. Die Oidien haben eine feste Membran und sind reich an glänzenden Körnchen. Besonders üppig und in grösster Menge werden sie in Culturen auf gekochten Kartoffeln gebildet.[2]) In Nährlösung gebracht, keimen sie sicher und schnell aus in der für Oidien charakteristischen Weise. Werden sie getrennt in eine gute Nährlösung ausgesäet, so entwickeln sie immer Mycelien, an welchen als erste Fructificationsform die Sporangien gebildet werden. Säet man aber zahlreiche Oidien in eine geringe Quantität von einer weniger guten Nährlösung, so bringen sie nur kurze Keimschläuche hervor, die alsbald wieder in Oidien zerfallen, ohne vorher Sporangien hervorgebracht zu haben (Taf. XXVI, Fig. 42—44). Weitere Fructificationsformen als die Sporangien, Oidien (und Gemmen) wurden bei Dipodascus albidus nicht beobachtet.

Fassen wir jetzt die Eigenthümlichkeiten des Dipodascus zusammen, so gelangen wir zu folgender Diagnose.

Dipodascus[3]) Lagerh. nov. gen. Hemiascorum.

Mycel verzweigt, septirt, nicht gelatinös, flockig. Sporenschläuche ohne Hülle, mit zahlreichen Sporen, durch Copulation von zwei Zellen entstanden und von diesen Zellen nicht durch eine Scheidewand abgetrennt, sich an der Spitze öffnend und die Sporen entleerend,

---

1) Brefeld, l. c. p. 125, Taf. I, Fig. 2—5; Ludwig, l. c. p. XXII, Taf. XVIII, Fig. 5.

2) In Kartoffelculturen zerfällt das Mycelium sehr schnell in Oidien. Sporangien scheinen nur spärlich gebildet zu werden und sie sind im Allgemeinen kleiner als jene, welche in Pflaumen-Nährböden entstehen. Mit Jod-Jodkaliumlösung behandelt wird der Inhalt der auf Kartoffeln gezogenen Oidien gelb, während er bei denjenigen von Pflaumengelatine-Culturen purpurbraun wird.

3) Deriv.: δίς = doppelt; ποῦς = Fuss; ἀσκός = Schlauch.



welche sich an deren Mündung zu einer Kugel ansammeln. Sporen einzellig, von einer Zwischensubstanz umgeben. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Oidien.

D. albidus Lagerh. nov. spec.

Mycel farblos. Sporangien ausgezogen kegelförmig von verschiedener Grösse, gewöhnlich mehr oder weniger gekrümmt. Sporen oval oder rundlich, 4—5 μ lang und 3,5—4 μ breit, farblos, mit glatter Membran.

Fundort: in dem Schleimfluss von angeschnittenen Puya (Ecuador, prov. de Pichincha, Pululahua, Febr. 1892).

Ehe ich zur Besprechung der systematischen Stellung des Dipodascus übergehe, möchte ich einige Bemerkungen über die Verbreitungsweise desselben einschalten. Leider muss ich mich dabei nur auf Vermuthungen stützen, denn directe Beobachtungen habe ich über diesen Punkt nicht anstellen können wegen des ungünstigen Wetters und wegen eines sehr heftigen Fieberanfalles, welcher mich zwang, im Bett zu bleiben. Die Organisation des Pilzes zeigt aber ziemlich deutlich, wie die Verschleppung der Sporen vor sich gehen dürfte. Ludwig hat gefunden,[1]) dass der im Schleimfluss der Eichen vorkommende Endomyces Magnusii Ludw. durch verschiedene Insecten verschleppt wird, welche durch den Geruch des gährenden Schleimes angelockt werden. Denselben Geruch zeigt nun der Schleim an den angeschnittenen Puya und wird wohl deshalb auch von Insekten besucht, eine Annahme, die ausserdem dadurch gestützt wird durch die darin vorhandenen zahlreichen Maden. Setzt sich ein Insekt an die Schleimmasse, so geräth es leicht in Berührung mit den Sporenkugeln, die an den ausragenden steifen Sporangien sitzen. Durch ihre Klebrigkeit bleiben die Sporenkugeln am Körper des Insects haften und werden auf diese Weise verschleppt.

Wegen der variablen Grösse und Sporenzahl der Schläuche habe ich Dipodascus zu den Hemiasci Brefeld's gestellt. Unter den von Brefeld untersuchten Gattungen dieser Abtheilung zeigt Dipodascus nur einige Aehnlichkeit mit Ascoidea Bref. et Lind., unterscheidet sich aber auch von dieser in mehreren Punkten. Während die Sporangien von Ascoidea rubescens auf

1) l. c. p. XX.

ungeschlechtlichem Wege entstehen, so werden sie bei Dipodascus albidus immer durch eine Copulation von zwei Gameten gebildet. Bei Ascoidea entstehen die Conidien terminal und lateral an den Hyphen, während sie bei Dipodascus als Oidien gebildet werden. In dieser letzteren Beziehung stimmt Dipodascus mit Endomyces überein. Unter den niederen Ascomyceten, den Exoascis, sind auch die nächsten Verwandten des Dipodascus zu suchen. Dabei kommt Eremascus Eid. zuerst in Betracht. Bei diesem sehr interessanten Pilz entstehen die Asci in folgender Weise.[1]) Zur Fruchtbildung treiben zwei aneinander grenzende Zellen des Mycels, dicht neben der sie trennenden Querwand, einen Seitenzweig. Beide Zweige stehen von Anfang an in Berührung, sie sind einander ganz gleich und wachsen, einander schraubig umwindend, auf eine, den Querdurchmesser des Mycelfadens um das Zehnfache oder mehr übertreffende Länge heran. Dann hört ihr Längswachsthum auf. Sie grenzen sich durch eine Querwand von ihren Trägern ab und copuliren dann mit ihren Scheiteln, indem an der Berührungsstelle die Membran schwindet und die beiderseitigen Protoplasmakörper in einen verschmelzen. Diese Copulationsstelle wächst nun zu einer kugeligen Blase heran, welche, nachdem das Protoplasma des Paares in sie eingewandert ist, sich durch Scheidewände abgrenzt und als Ascus acht keimfähige Sporen bildet. Zuweilen unterbleibt das Sichumwinden der Geschlechtszellen und in einigen wenigen Fällen entwickelte sich der Ascus ohne eine vorausgegangene Copulation von Geschlechtszellen. Bei Dipodascus entstehen nun die Sporenschläuche in einer sehr ähnlichen Weise. Dipodascus unterscheidet sich von Eremascus bei der Entwickelung des Sporenschlauches hauptsächlich darin, dass bei jenem die junge Schlauchanlage sich nicht durch eine Scheidewand abgrenzt und dass die Gameten höchstens nur eine Andeutung zu einem Sichumwinden zeigen. Brefeld[2]) spricht dem Eremascus die Sexualität, auf die von ihm an Endomyces Magnusii gemachten Beobachtungen gestützt, ab und wird in dieser Annahme noch dadurch bestärkt, dass bei Eremascus die Ascen ohne Fusionirung entstehen können. Ich finde dies etwas

1) Nach de Bary, Morphol. d. Pilze, p. 213 und einem Referat im Botan. Centralbl. Bd. XVIII, No. 2, p. 34; die Originalabhandlung Eidam's war mir leider nicht zugänglich.

2) l. c. p. 127.

übereilt, denn die bei Endomyces und Eremascus beobachteten Fusionirungen sind doch keinenfalls identisch. Dass bei Eremascus in einigen wenigen Fällen die Ascen sich ohne eine vorausgegangene Fusionirung von zwei Zellen entwickeln können, beweist nichts gegen die Sexualität des Pilzes, denn entsprechende Fälle sind bei den Mucorineen, Conjugaten etc. bekannt. Nach den Befunden an Dipodascus glaube ich, dass Eidam in vollem Recht ist, wenn er für seinen Eremascus Sexualität in Anspruch nimmt. Die Frage, ob bei Ascomyceten sexuelle Formen vorkommen oder nicht, ist noch eine offene; die Möglichkeit des Vorkommens von sexuellen Ascomyceten kann nicht so einfach abgewiesen werden. Besonders jetzt, nach der Entdeckung des allem Anscheine nach sexuellen Dipodascus, ist diese Frage wieder aufzunehmen. In erster Linie wären die angeblich sexuellen Ascomyceten auf das Verhalten der Zellkerne in den fusionirenden Zellen zu untersuchen, welches, so viel mir bekannt, bis jetzt nicht geschehen ist. Nur dadurch wird die Frage endgültig gelöst werden können.

Nach Eidam stellt Eremascus eine Vermittelung zwischen den Mucorineen und den Ascomyceten her, eine Ansicht, der ich mich nur anschliessen kann. Denn, vergleichen wir die Entstehungsweise der Zygosporen der Piptocephalideen mit jener der Ascen des Eremascus, so finden wir eine so grosse Uebereinstimmung, dass wir berechtigt sind, die Ascen von Eremascus den Zygosporen der Piptocephalideen als homolog anzusehen. Ebenso bildet Dipodascus eine Uebergangsform zwischen den Mucorineen und den Ascomyceten und nach der Entwickelung seiner Sporenschläuche sind letztere den Zygosporen der Mucoraceen und Chaetocladiaceen homolog. Diese beiden Pilze zeigen in überzeugender Weise, wie richtig die Ansicht verschiedener Forscher ist, dass ein Theil der Ascomyceten von Zygomyceten seinen Ursprung nimmt.

Mikrobiologisches Laboratorium der Universität Quito,
den 12. September 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Vergrösserung der Fig. 1, 31: Zeiss, Obj. C, Ocul. 2.
" " " 2—18, 32—47: Zeiss, Obj. E, Ocul. 2.
" " " 19—29: Zeiss, Obj. E, Ocul. 4.
Die Figuren sind vermittelst Abbé's Zeichenapparat entworfen.

Tafel XXIV.

Fig. 1. Junges Mycel von Dipodascus, aus einer Oidie (o) entstanden, mit einem jungen Sporenschlauch; aus einer Cultur in Pflaumengelatine.

Fig. 2, 2b. Erstes Anzeichen der Bildung der Gameten an demselben Mycelzweig.

Fig. 3. Die Gameten haben ihre definitive Grösse erlangt und berühren sich mit ihren Scheiteln; sie haben sich noch nicht von der Mutterhyphe abgegrenzt.

Fig. 4. Gameten, die sich schon abgegrenzt haben, mit sich umeinander krümmenden Suspensoren.

Fig. 5. Fertig ausgebildete, ungestielte Gameten.

Fig. 6—8. Die Membran an der Berührungsstelle der Gameten ist geschwunden, die Befruchtung ist vor sich gegangen und der weibliche Gamet hat angefangen sich zu vergrössern.

Fig. 9. Zwei bereits copulirte Gameten, die an verschiedenen Seiten desselben Mycelzweigs entstanden sind.

Fig. 10. Der ehemalige weibliche Gamet wächst zu einem Schlauch heran, in dessen oberem Theile das Protoplasma sich ansammelt.

Fig. 11, 11b. Bildung des Sporangiums aus zwei Gameten, die an verschiedenen Mycelzweigen entstanden sind.

Fig. 12. Bildung von Gameten, wovon der eine (der weibliche?) entfernt von der Scheidewand entsteht.

Tafel XXV.

Fig. 12, b. Copulirte Gameten, wovon der weibliche entfernt von der Querwand der Mutterhyphe entstanden ist und mit einem langen Suspensor versehen ist.

Fig. 13. Dasselbe Stadium wie Fig. 10 auf Taf. XXIV.

Fig. 14. Reifes Sporangium aus schwach umeinander gewundenen Gameten gebildet.

Fig. 15. Reifes Sporangium; der weibliche Gamet entstand terminal.

Fig. 16. Reifes Sporangium; die Mutterhyphe hat bereits zwei neue, schon copulirte Gameten hervorgebracht.

Fig. 17. Entleertes Sporangium; die Mutterhyphe hat zwei neue, noch nicht copulirte Gameten hervorgebracht.

Fig. 18. Spitze eines entleerten Sporangiums mit der anhaftenden Sporenmasse. Nach einem unter dem Deckgläschen entleerten Sporangium gezeichnet.

Fig. 19. Spitze eines reifen, aber noch nicht entleerten Sporangiums Sporangium-Inhalt nicht gezeichnet.

Fig. 20. Sporen, die einige Tage in Nährlösung gelegen haben; die Zwischensubstanz fängt an sich aufzulösen.

Fig. 21—23. Die Sporen vergrössern sich und füllen sich mit Reservenahrung.

Fig. 24—26. Keimungsstadien der im Sporangium zurückgebliebenen Sporen.

Tafel XXVI.

Fig. 27—30. Keimungsstadien der im Sporangium zurückgebliebenen Sporen.

Fig. 31. Theil eines Mycels mit einem jungen Sporangium und Oidienbildung.

Fig. 32, 33. Oidienketten.

Fig. 34—41. Isolirte Oidien von wechselnder Grösse.

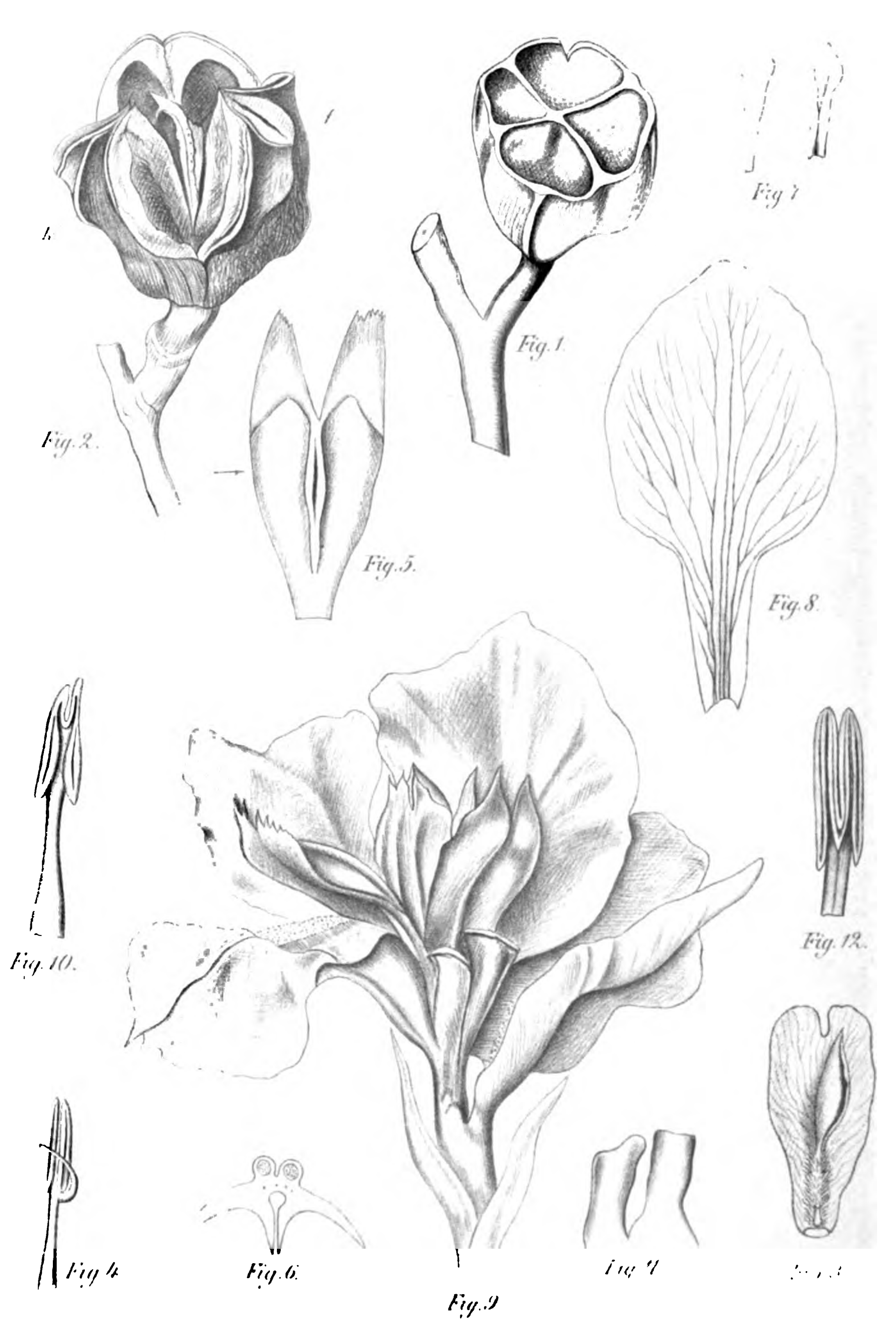
Fig. 42—44. Keimung der Oidien in schlechter Nährlösung (schwacher Maulthiermist-Decoct).

Fig. 45—47. Bildung von Gemmen an einem alten, zum grössten Theil abgestorbenen Mycel.

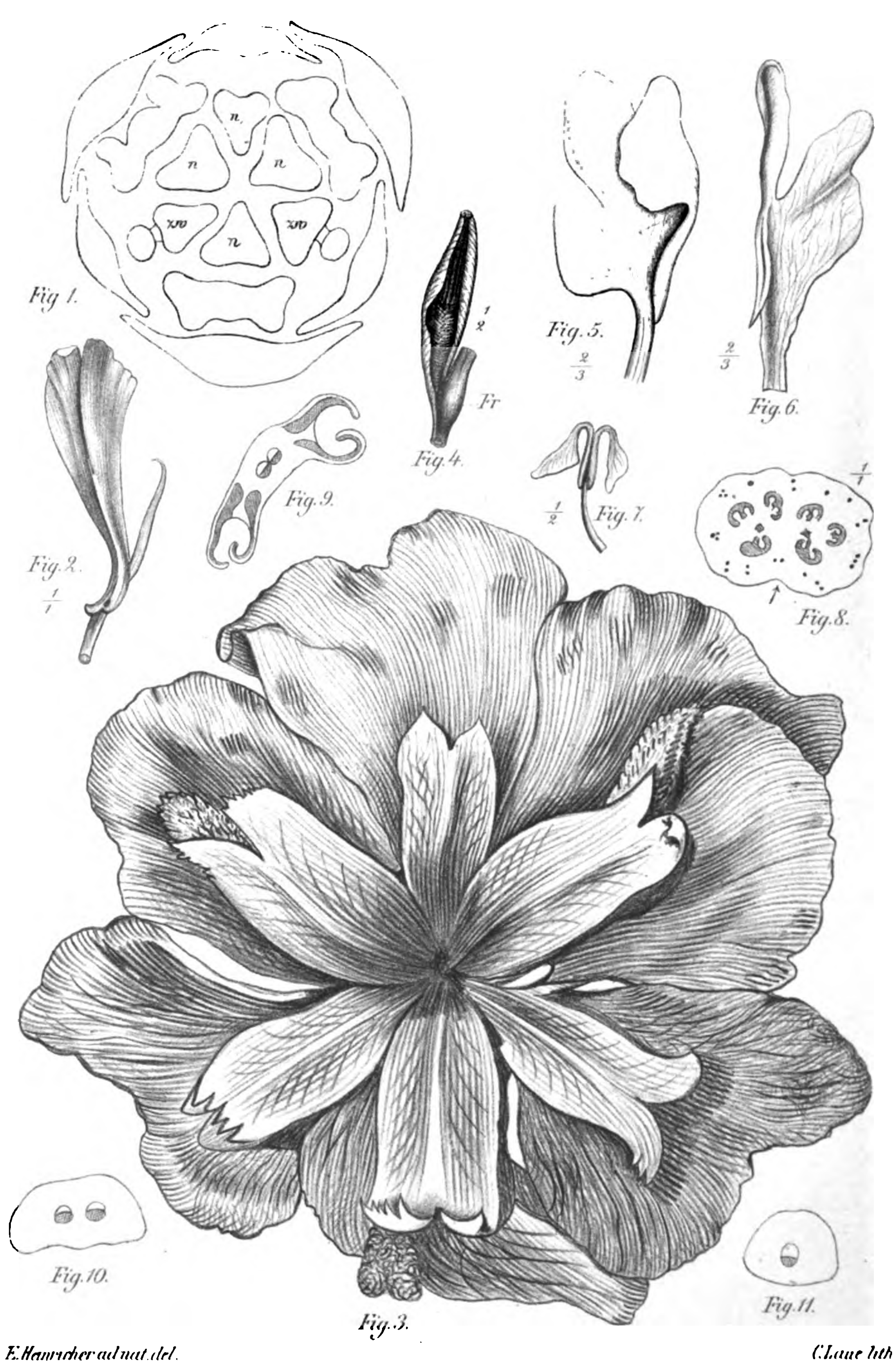
Anmerkung. Beim Zeichnen der Fig. 14 und 16 sind die Sporen etwas zu klein ausgefallen.

Inhalt

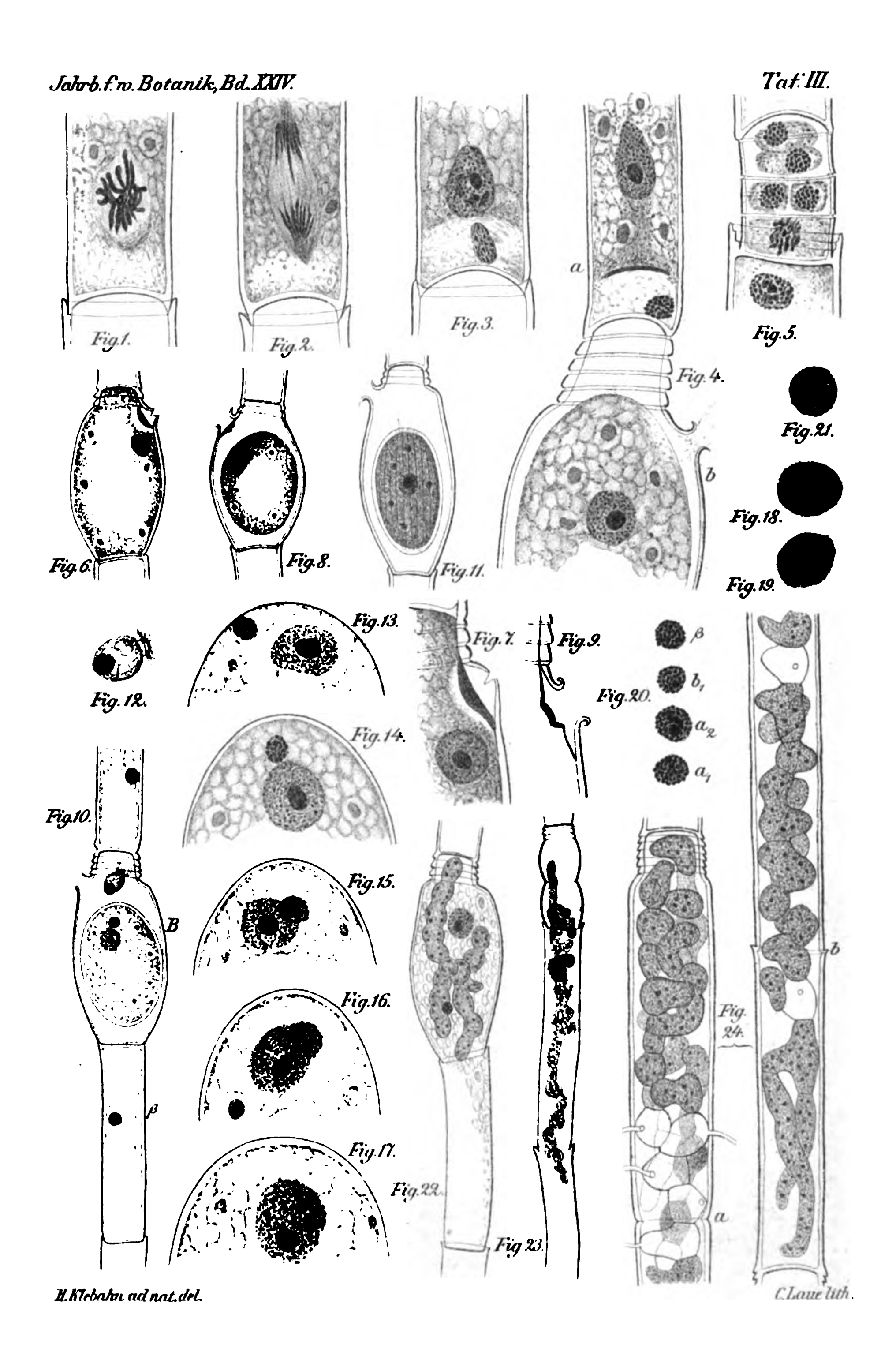
des vorliegenden 4. Heftes, Band XXIV.



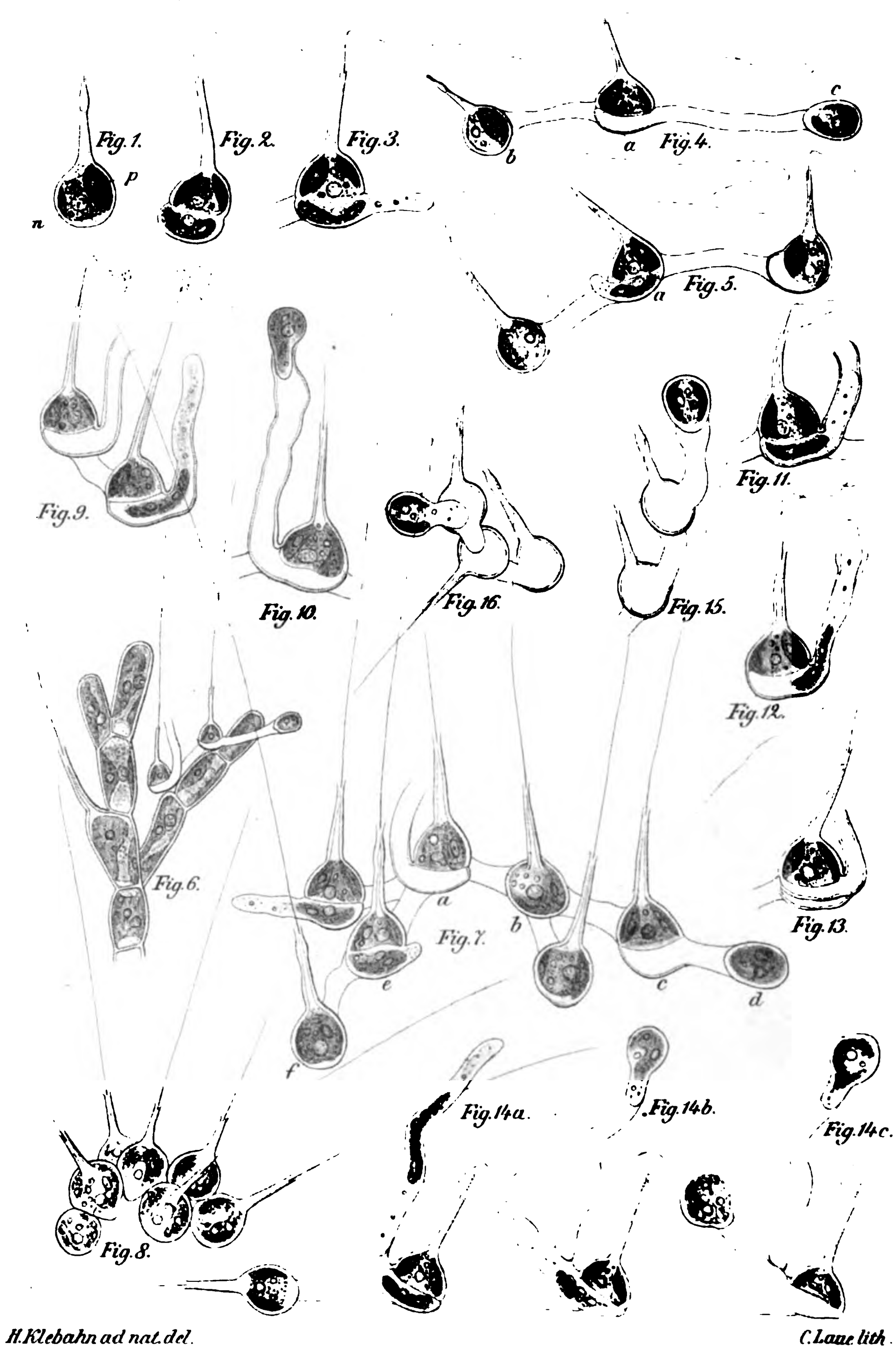
E. Heinricher ad nat. del. C. Laue lith.



E. Heinricher ad nat. del. C. Laue lith.

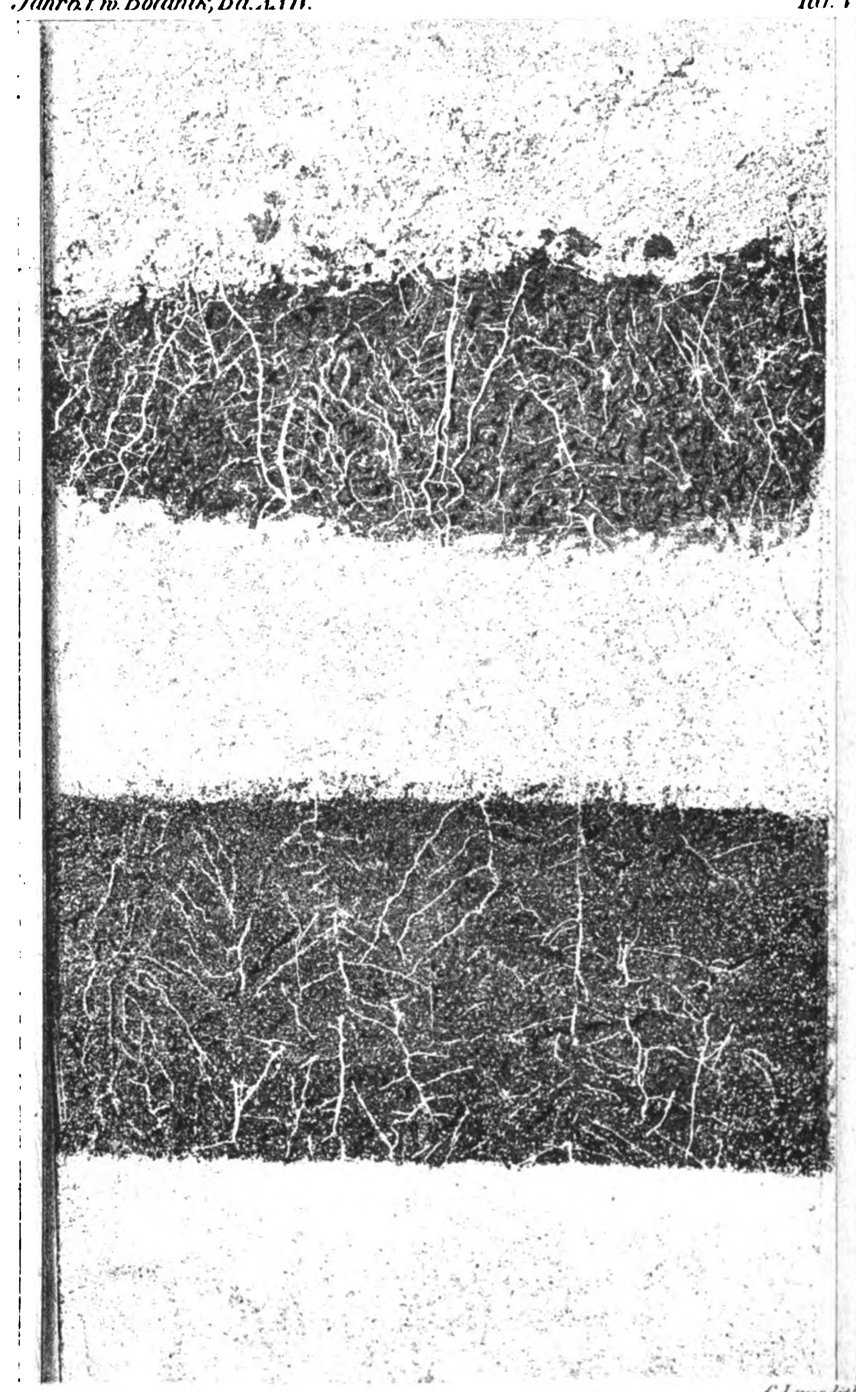


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXIV.
Taf. III.
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
a
Fig. 4.
b
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 8.
Fig. 11.
Fig. 21.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 7.
Fig. 9.
β
b₁
Fig. 20.
a₂
a₁
Fig. 14.
Fig. 10.
B
Fig. 15.
Fig. 16.
β
Fig. 17.
Fig. 22.
Fig 23.
Fig. 24.
a
b
H. Klebahn ad nat. del.
C. Laue lith.



H. Klebahn ad nat. del. C. Laue lith.

Chaetosphaeridium Pringsheimii,
n. g. et n. sp.



C. Laue lith.

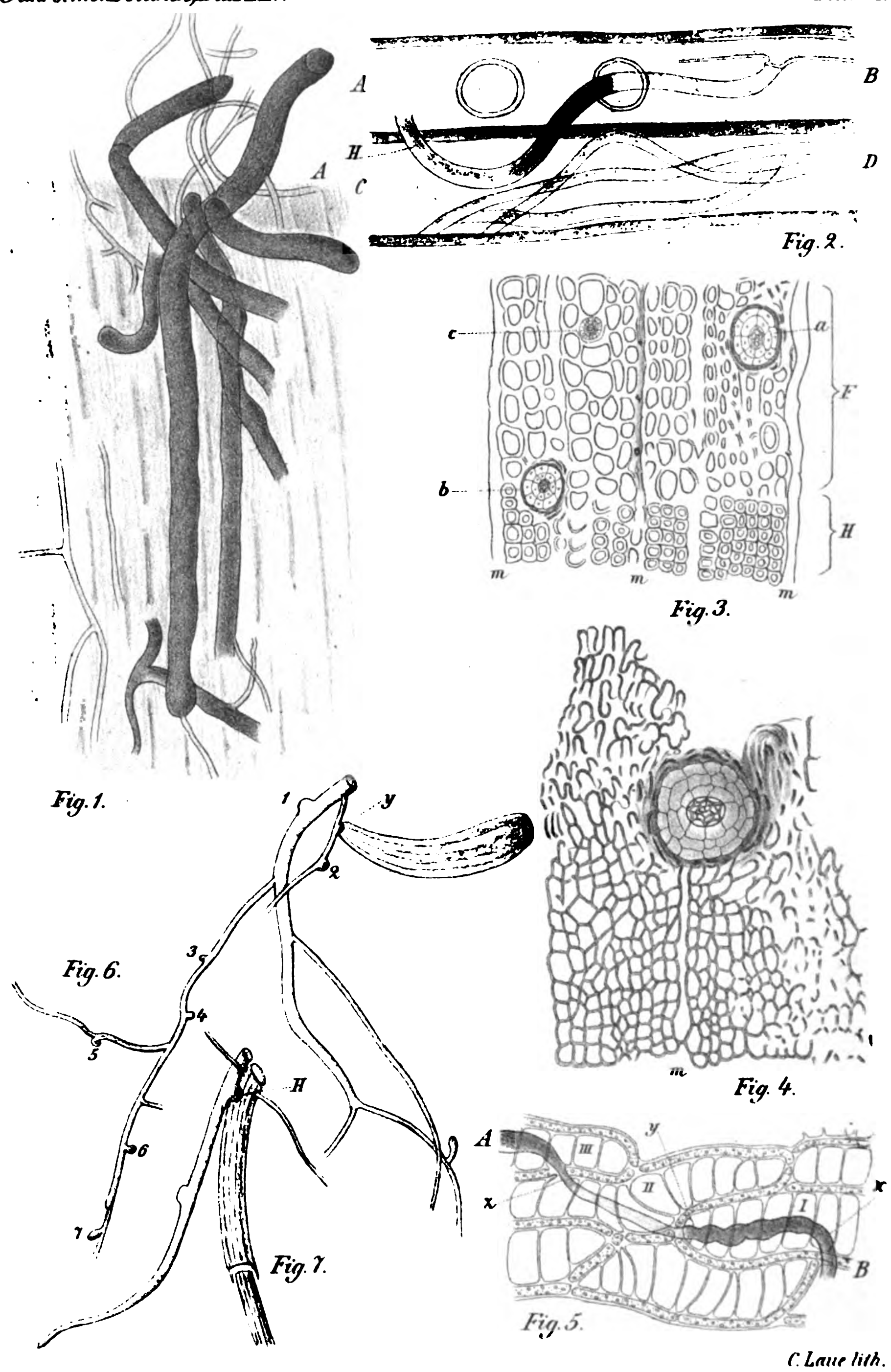
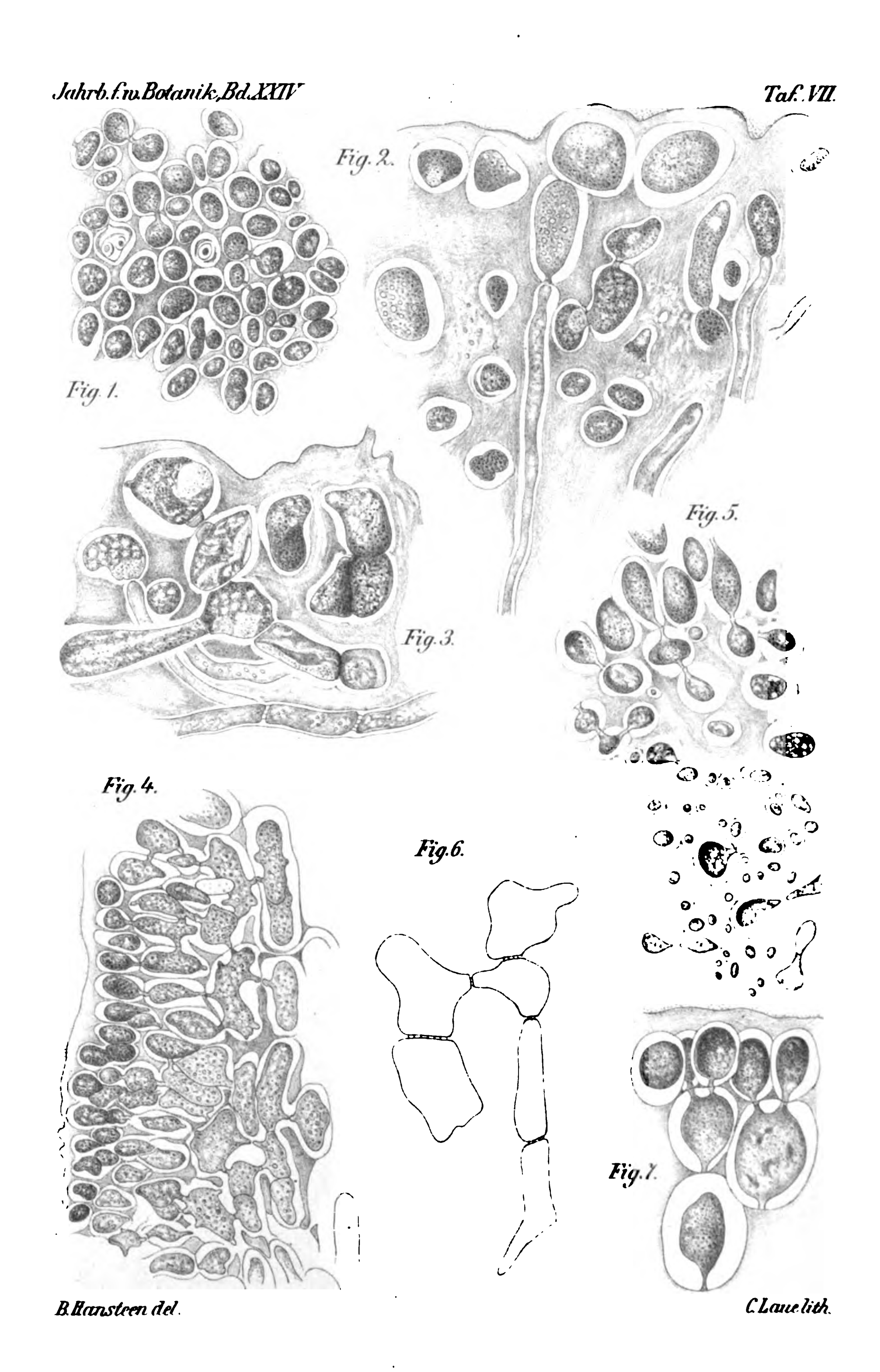
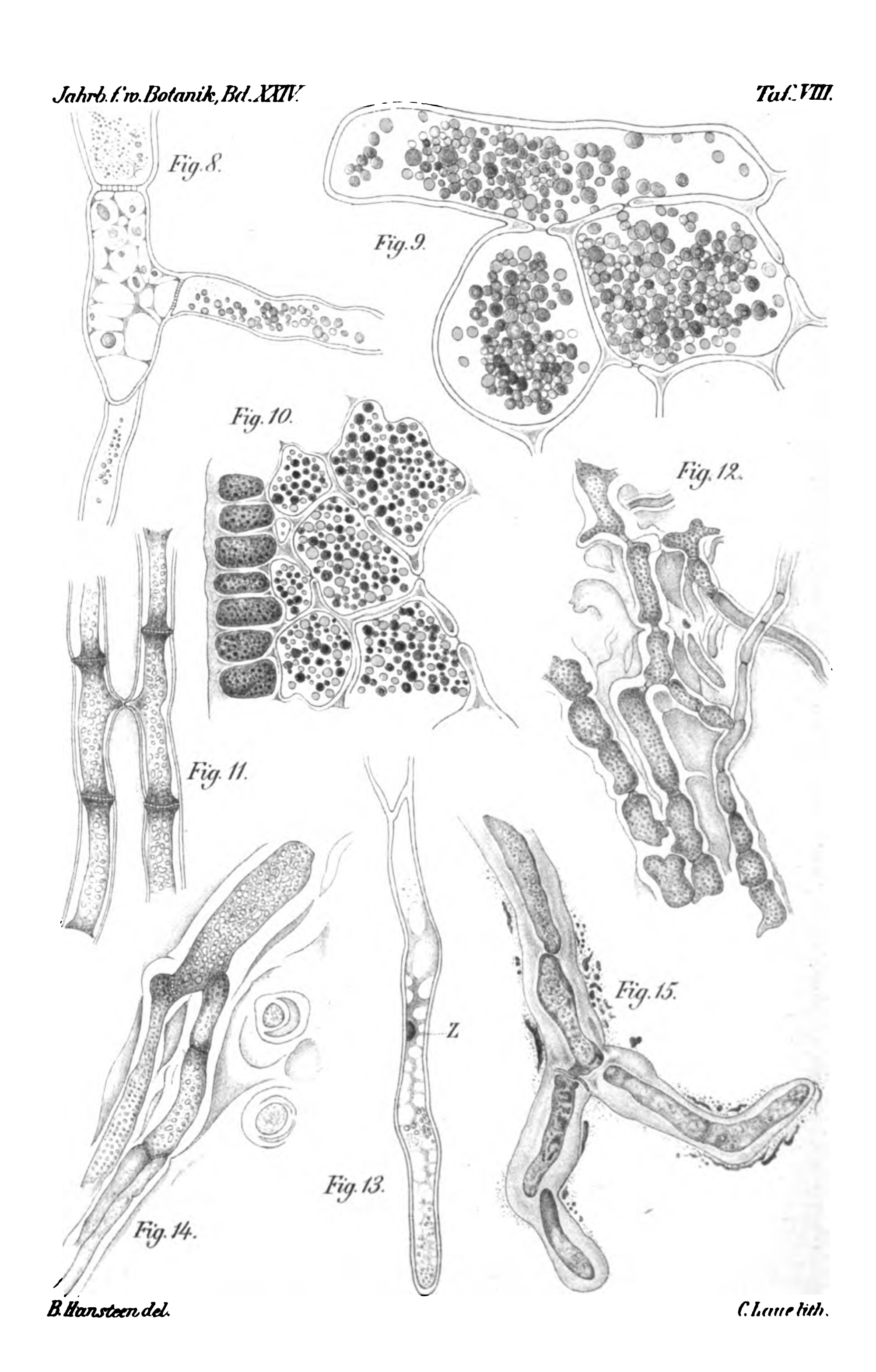


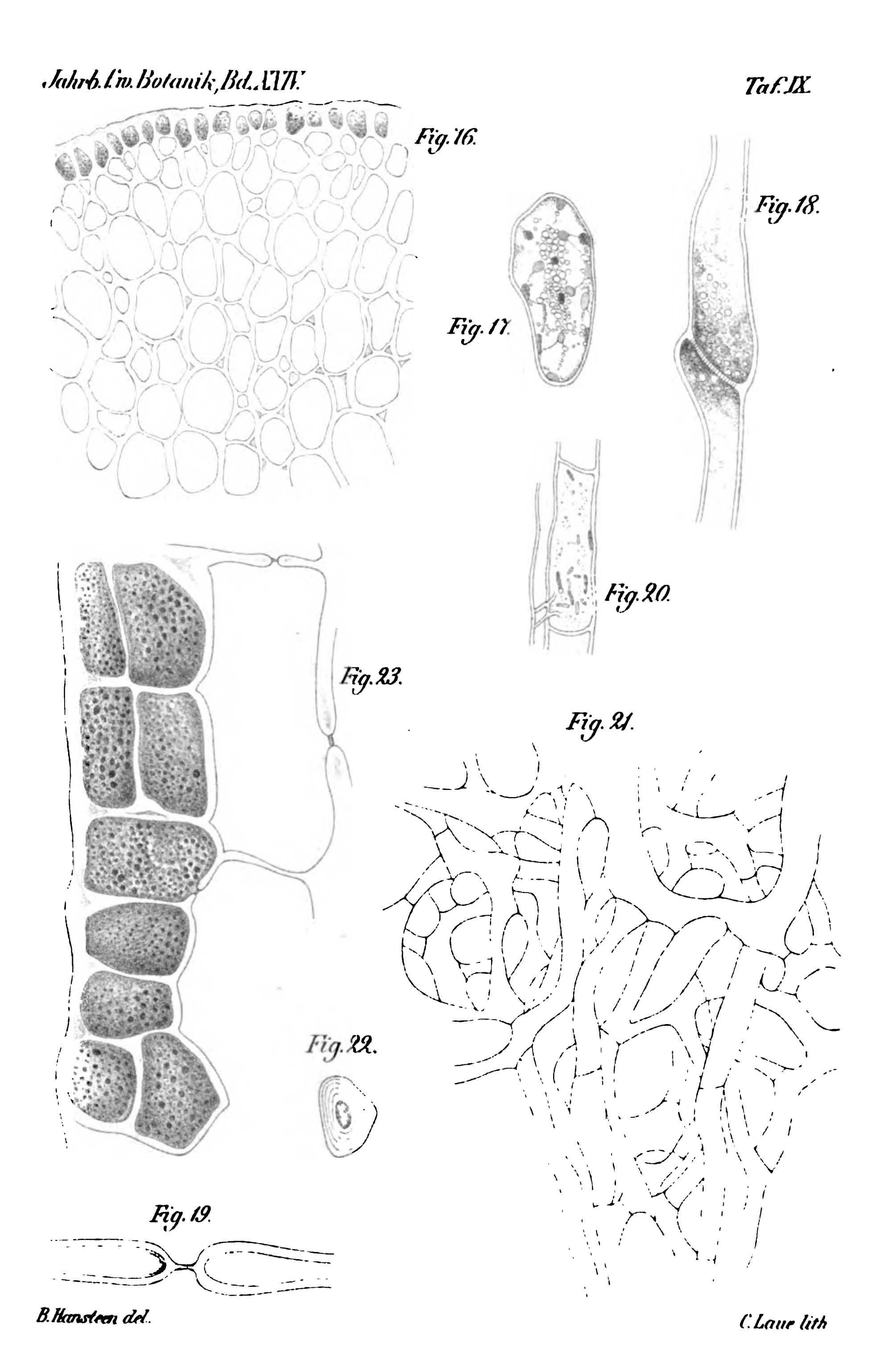
Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

C. Laue lith.

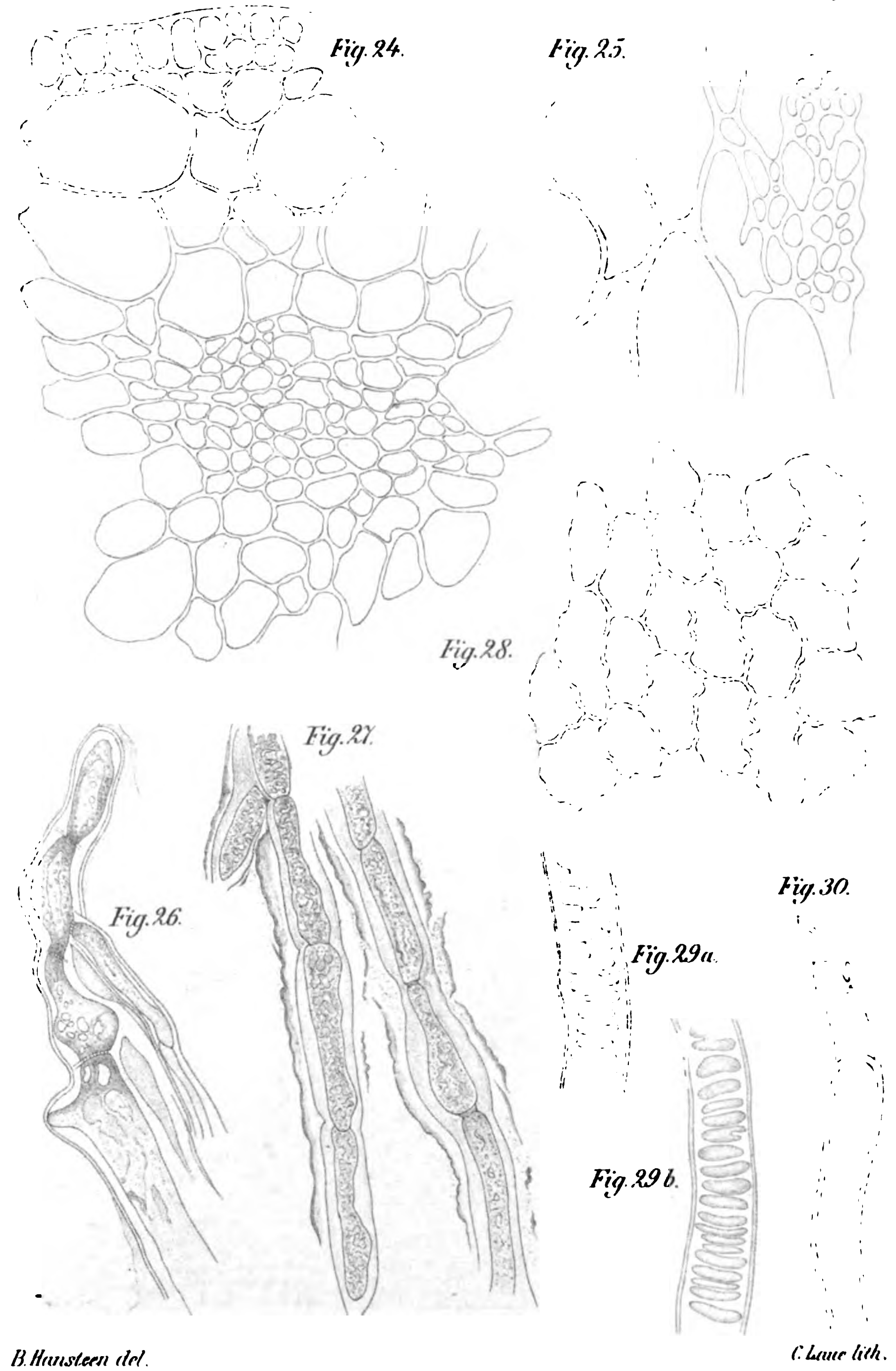


B. Hansteen del. C. Laue lith.

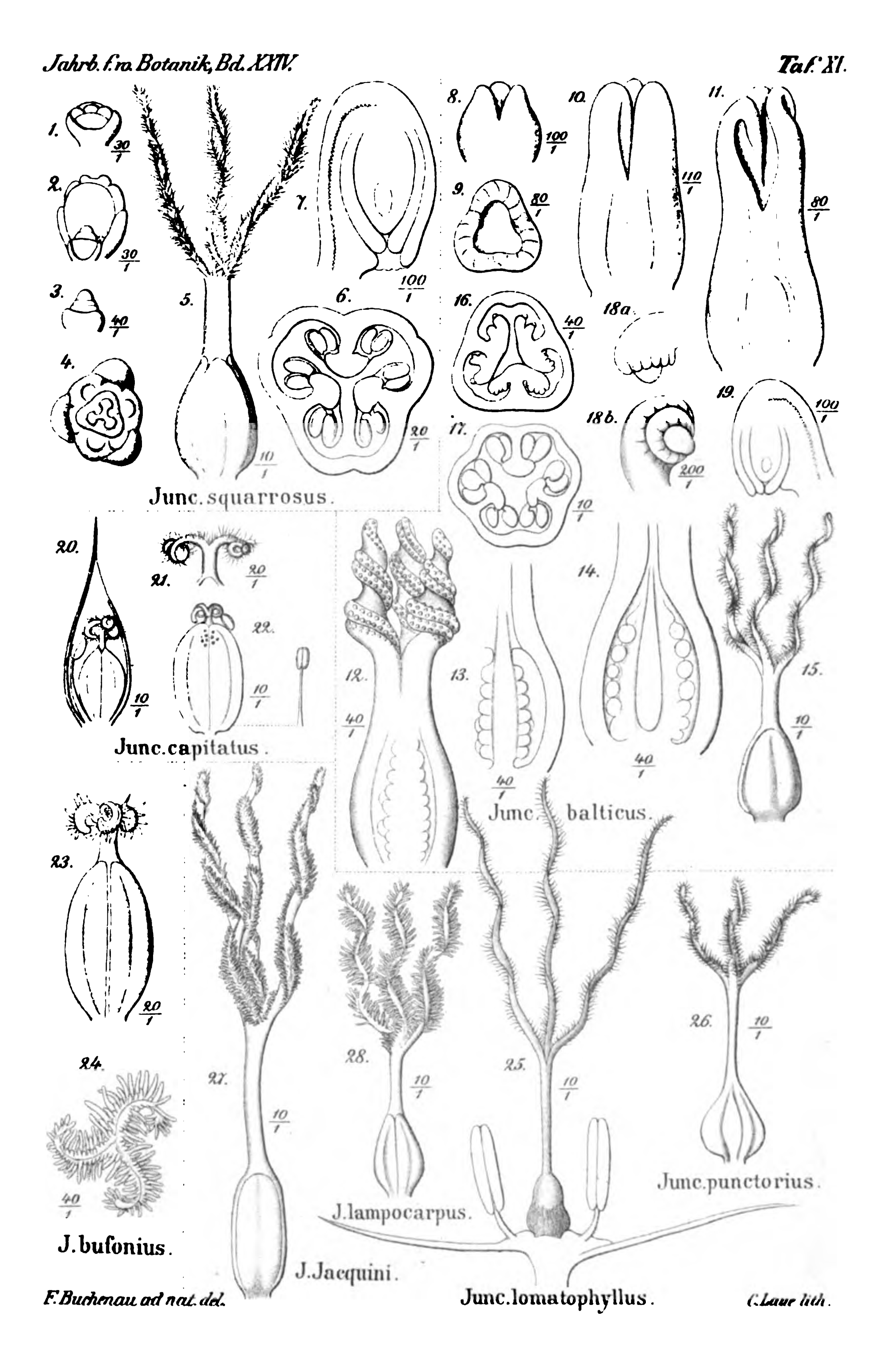

Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXIV.
Taf. VIII.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Z
B. Hansteen del.
C. Laue lith.



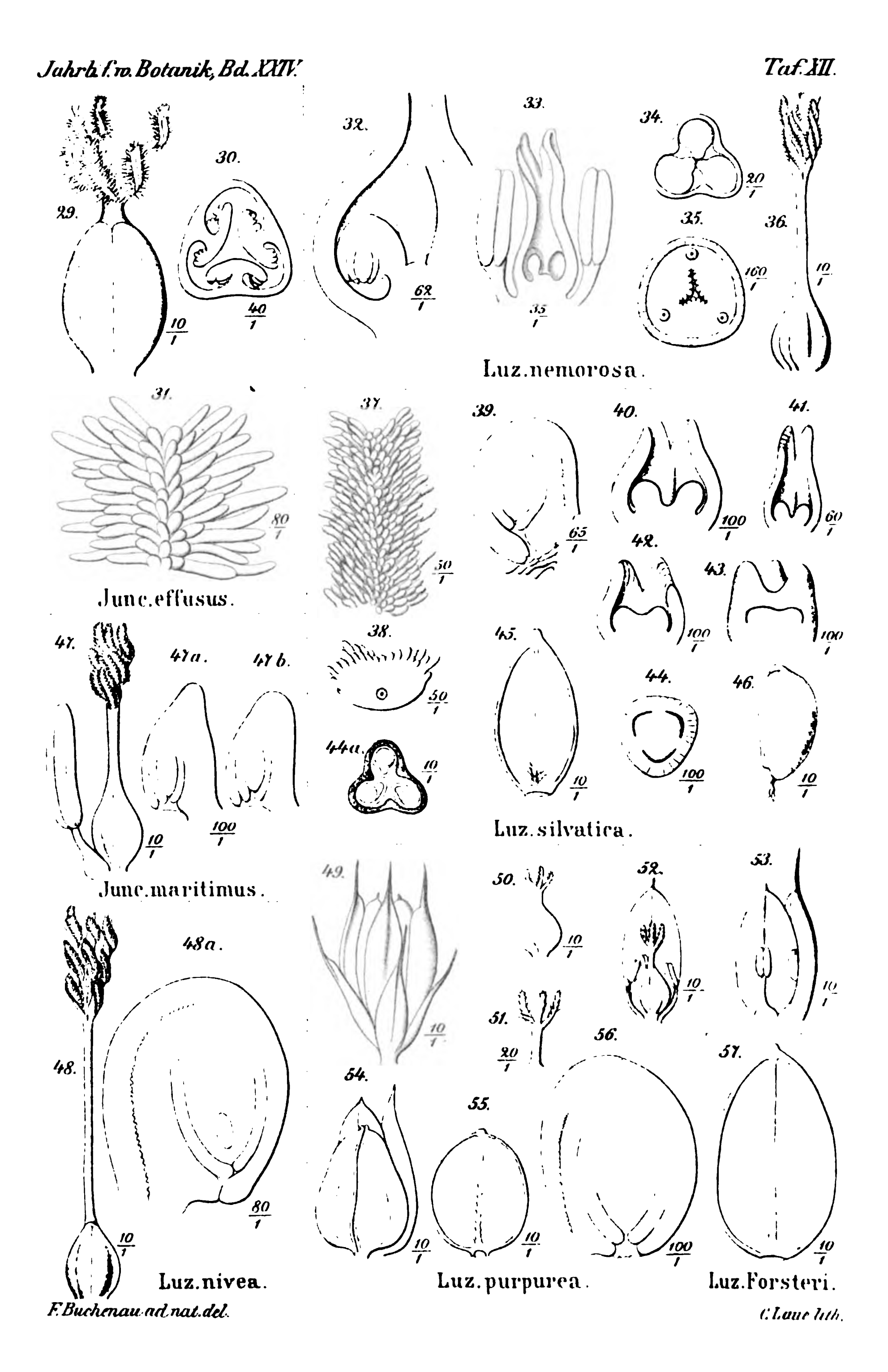
Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXIV.
Taf. IX.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 20.
Fig. 23.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 19.
B. Hansteen del.
C. Laue lith.



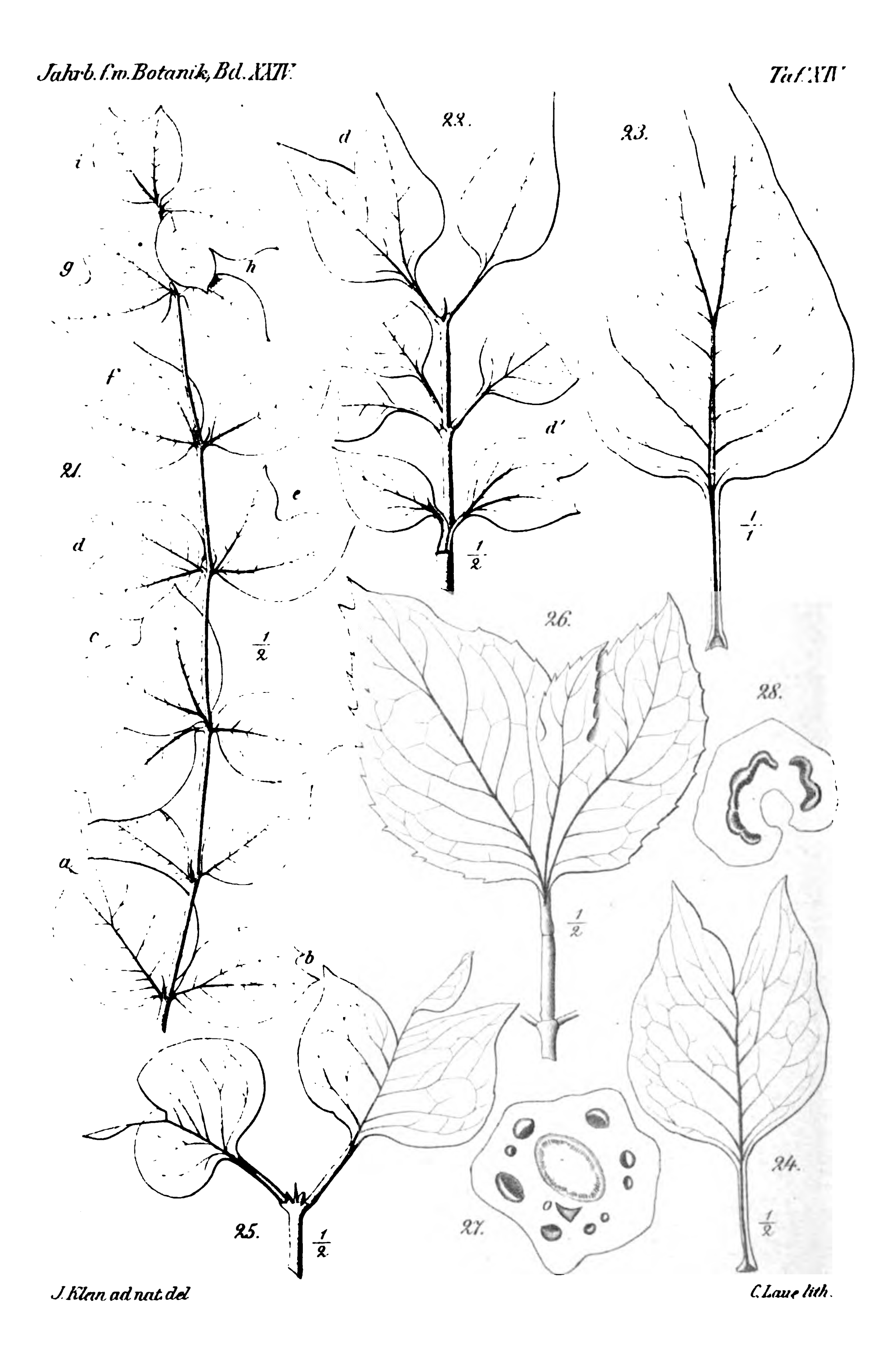
B. Hansteen del.   C. Laue lith.



F. Buchenau ad nat. del. C. Laue lith.

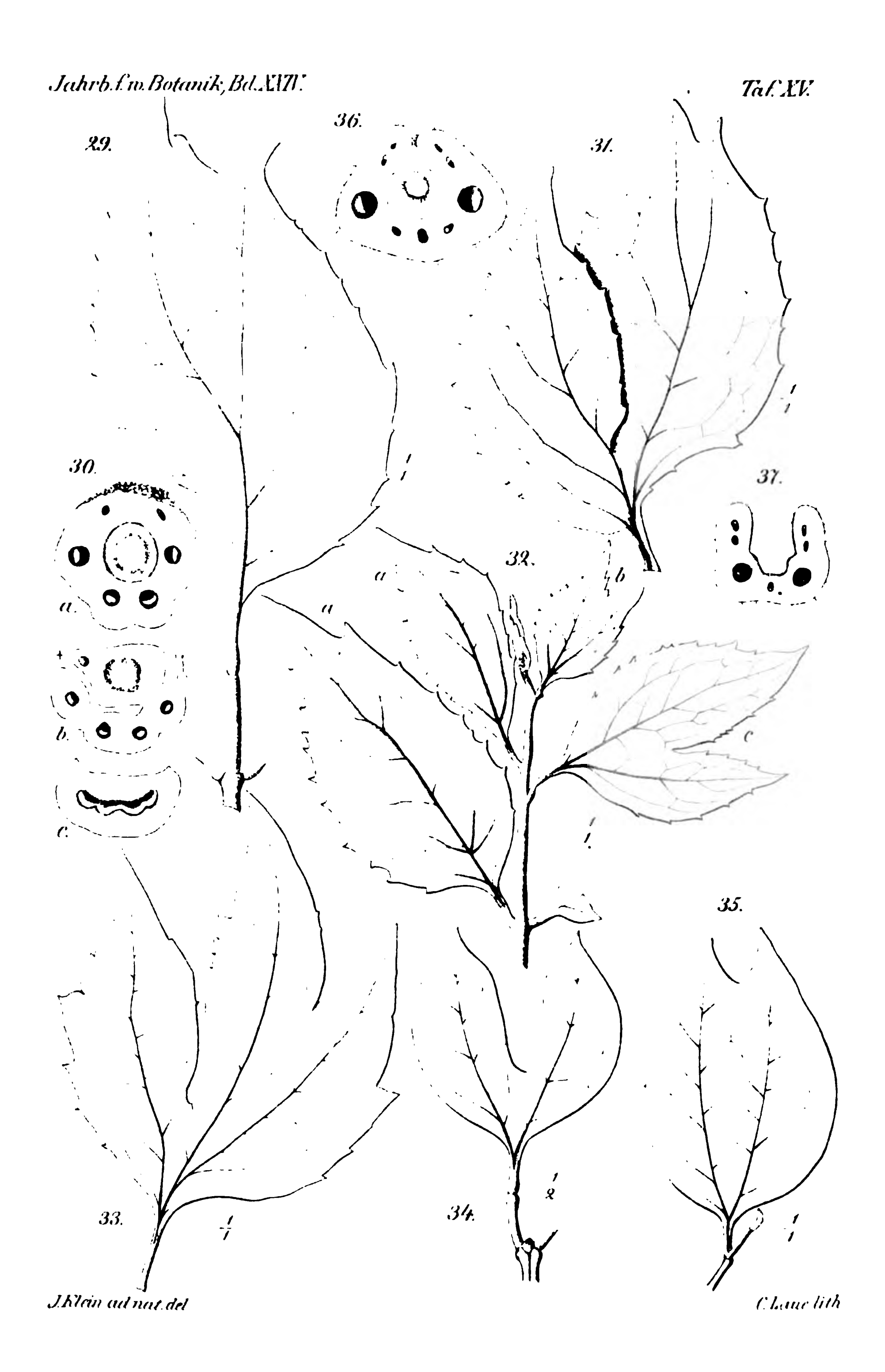


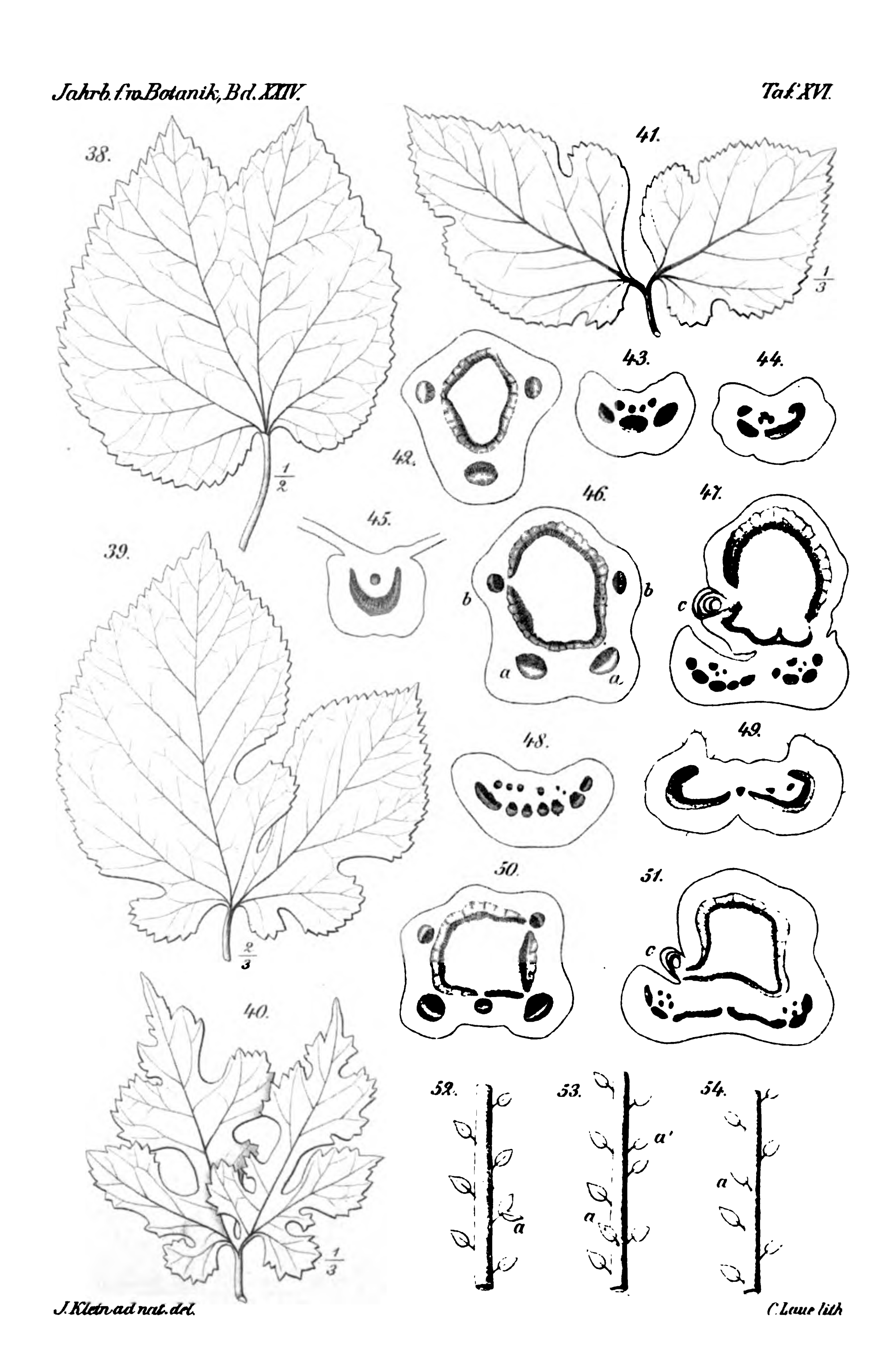
F. Buchenau ad nat. del. C. Laue lith.



J. Klan ad nat. del.

C. Laue lith.


29.
36.
31.
30.
a.
b.
c.
37.
32.
a
a
b
c
33.
34.
35.
J. Klein ad nat. del.
C. Laue lith.



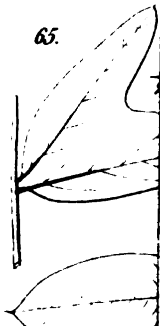
J. Klein ad nat. del.

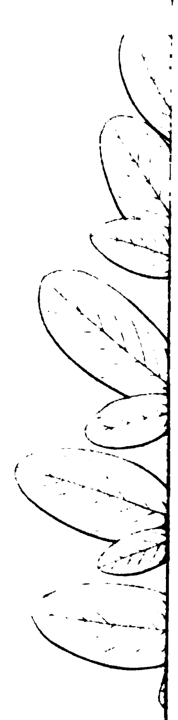
C. Laue lith.



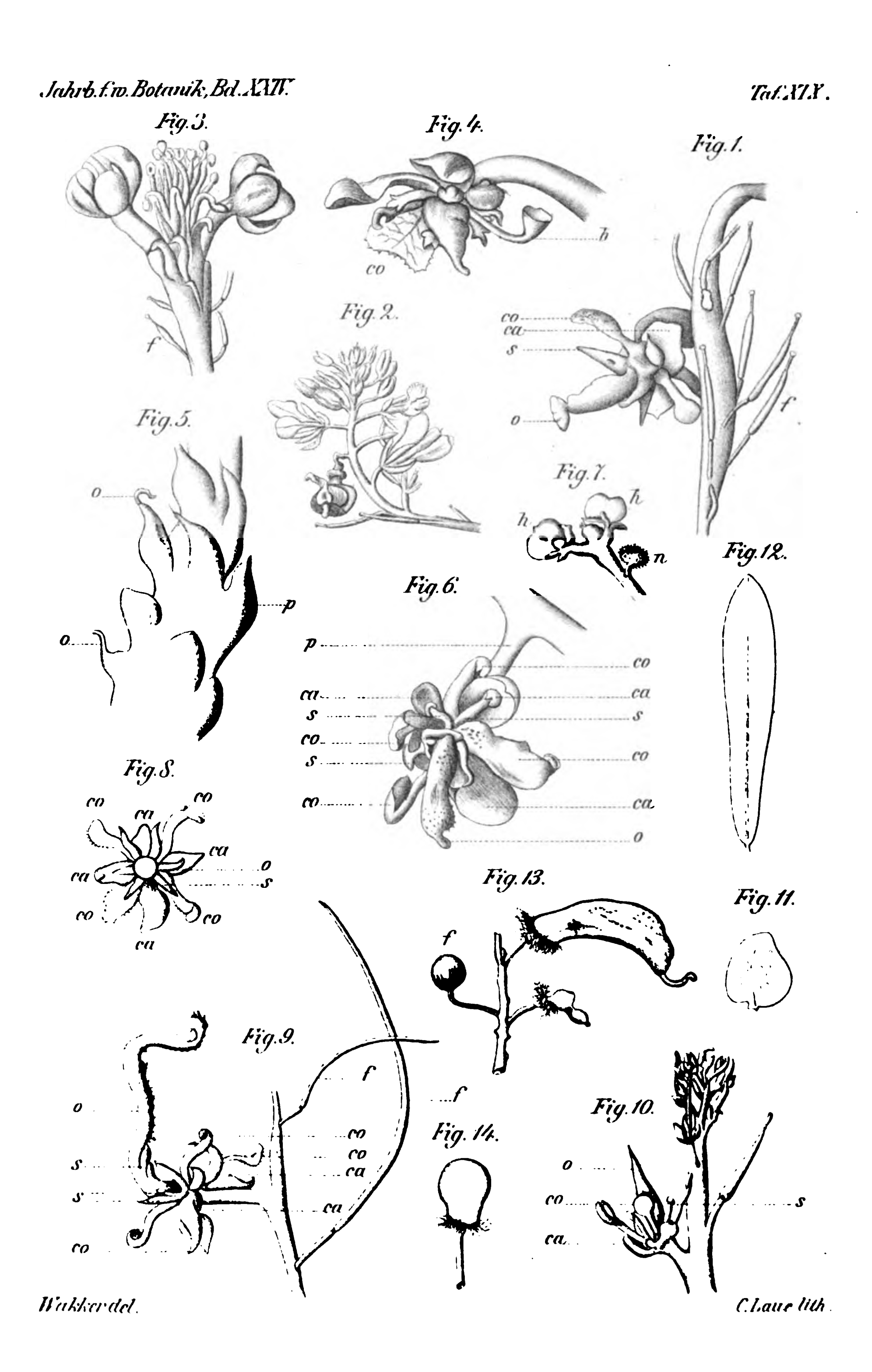
J. Klein ad nat. del. C. Laue lith.

Jahrb. f. w. Botan

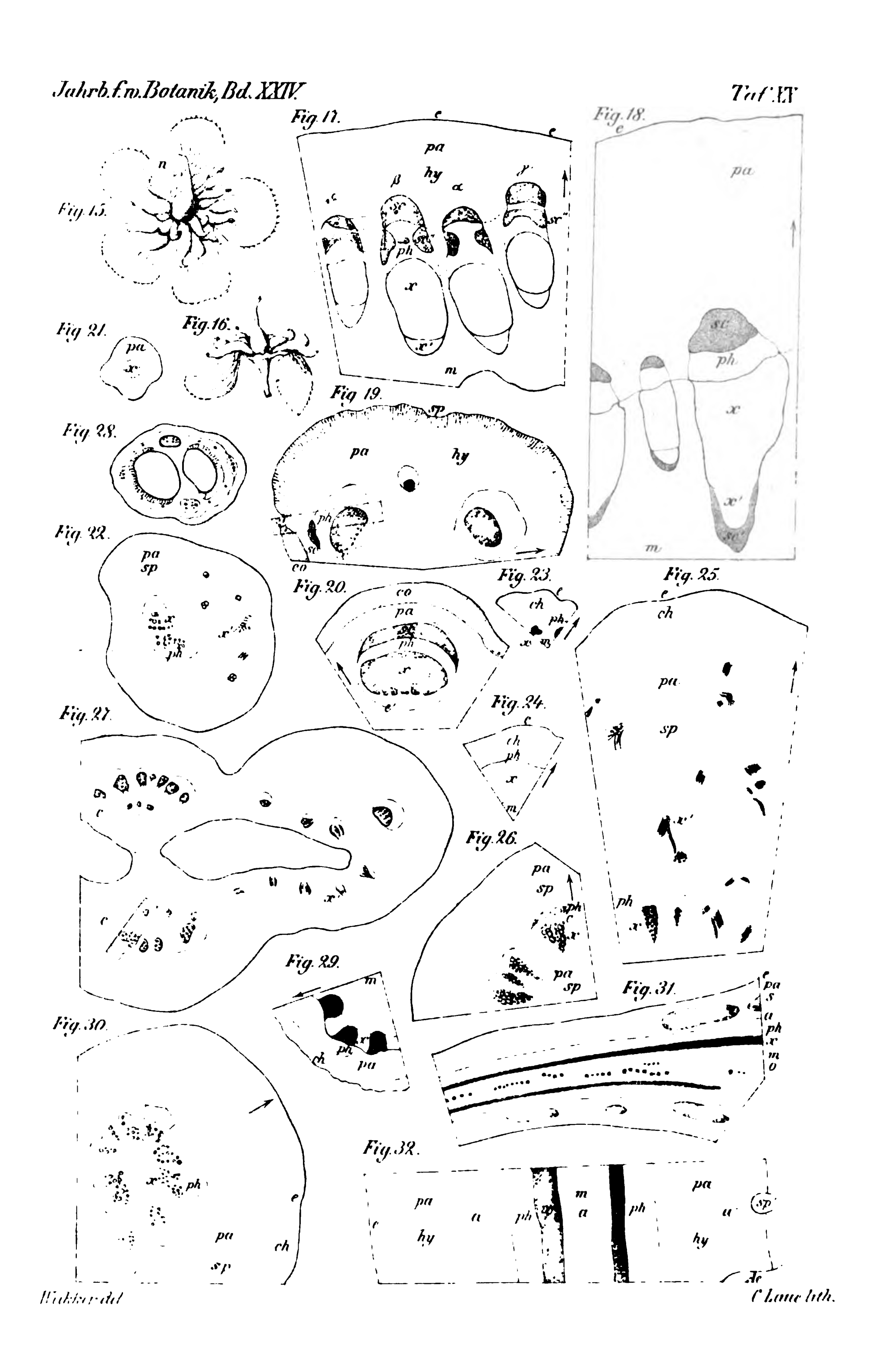




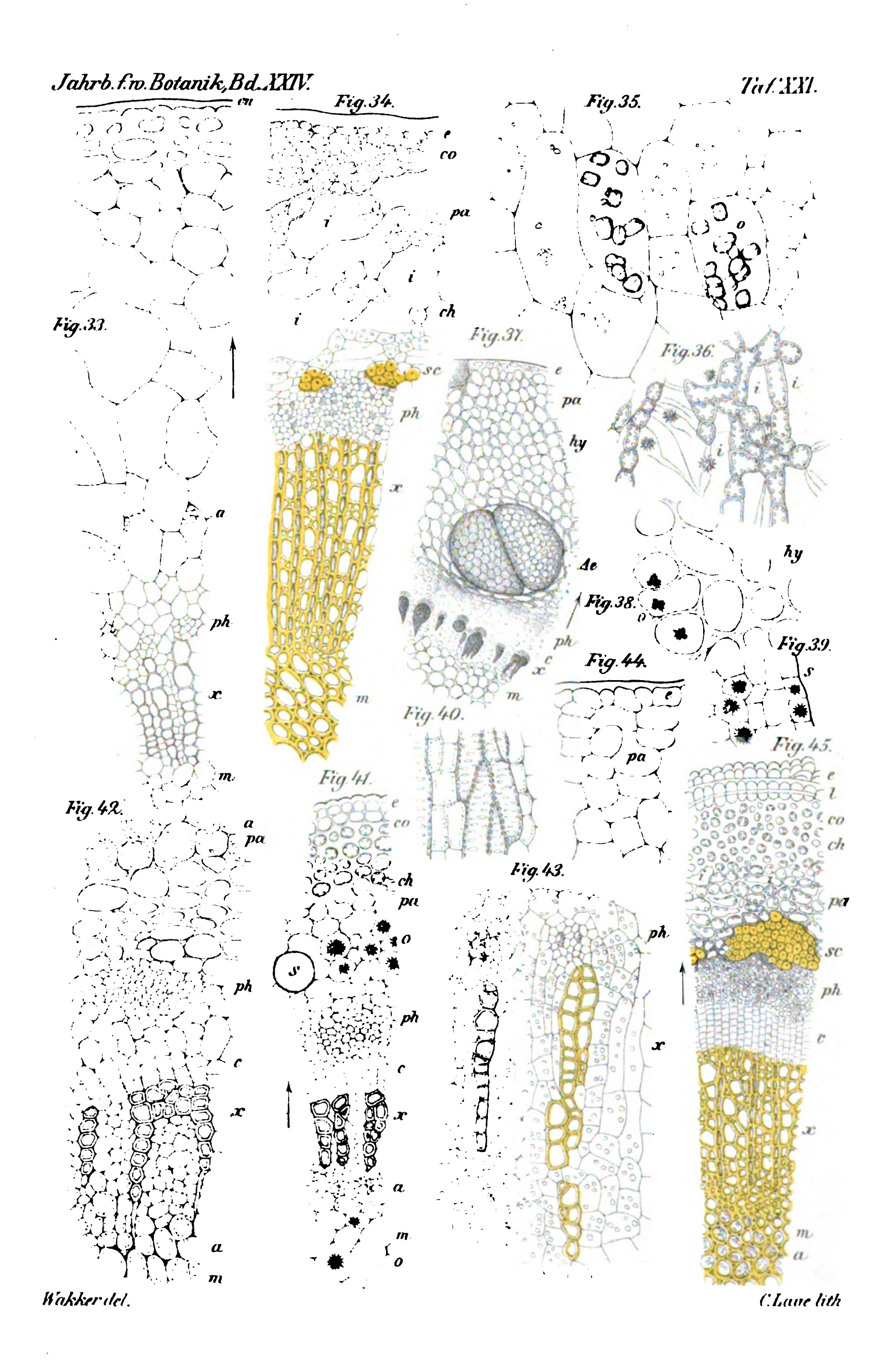
J. Klein ad nat. del.

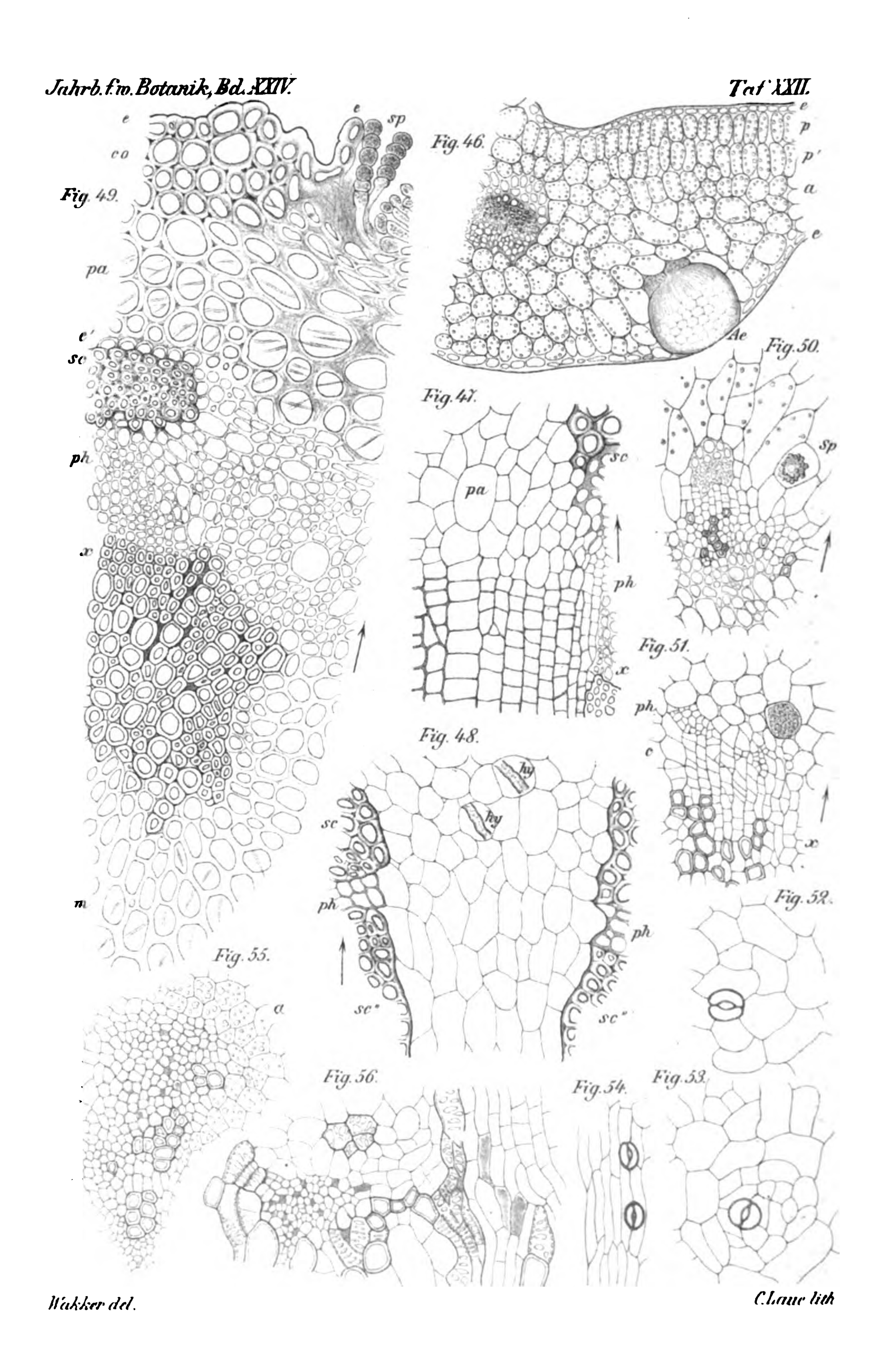


Wakker del. C. Laue lith.

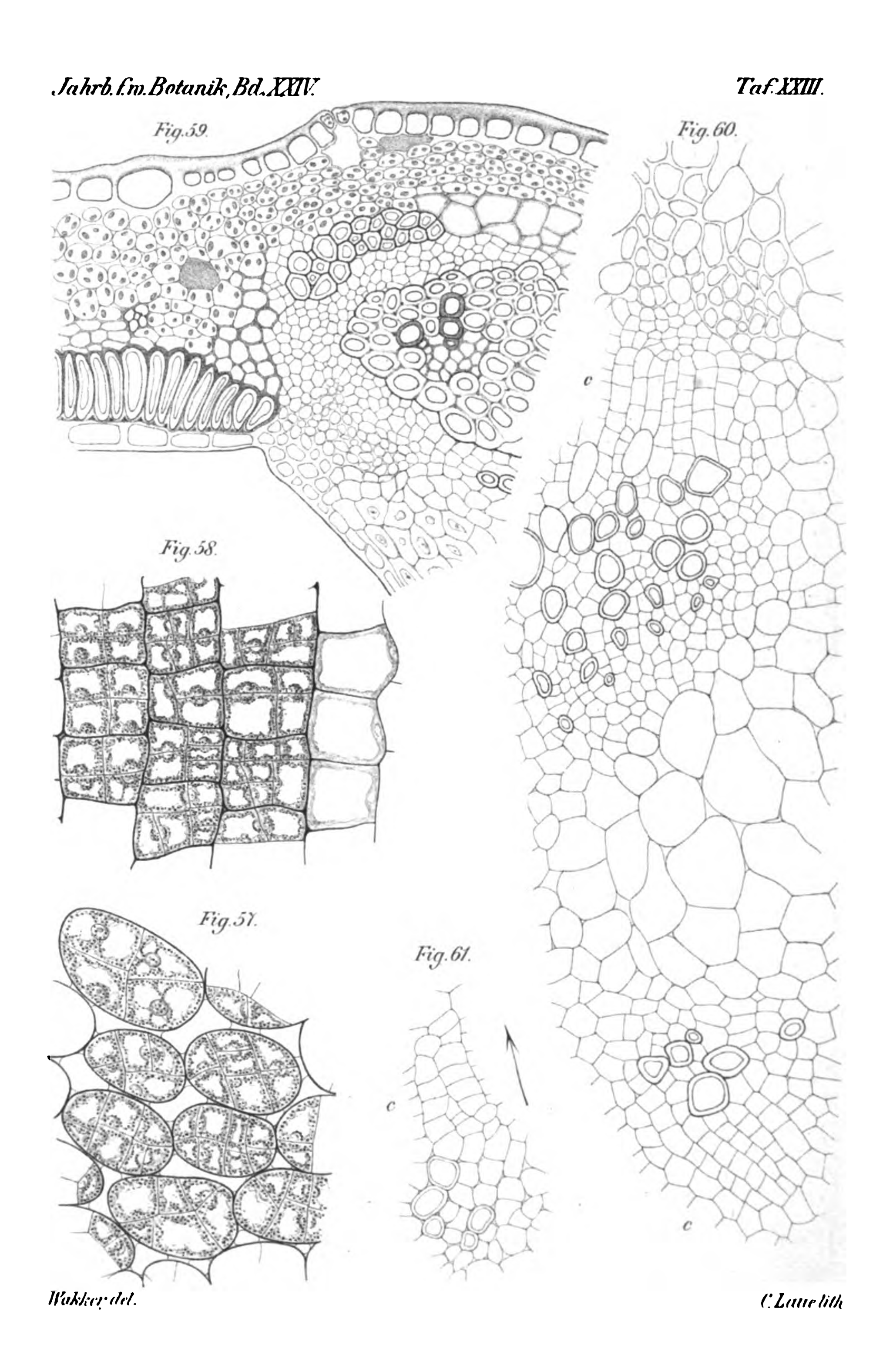


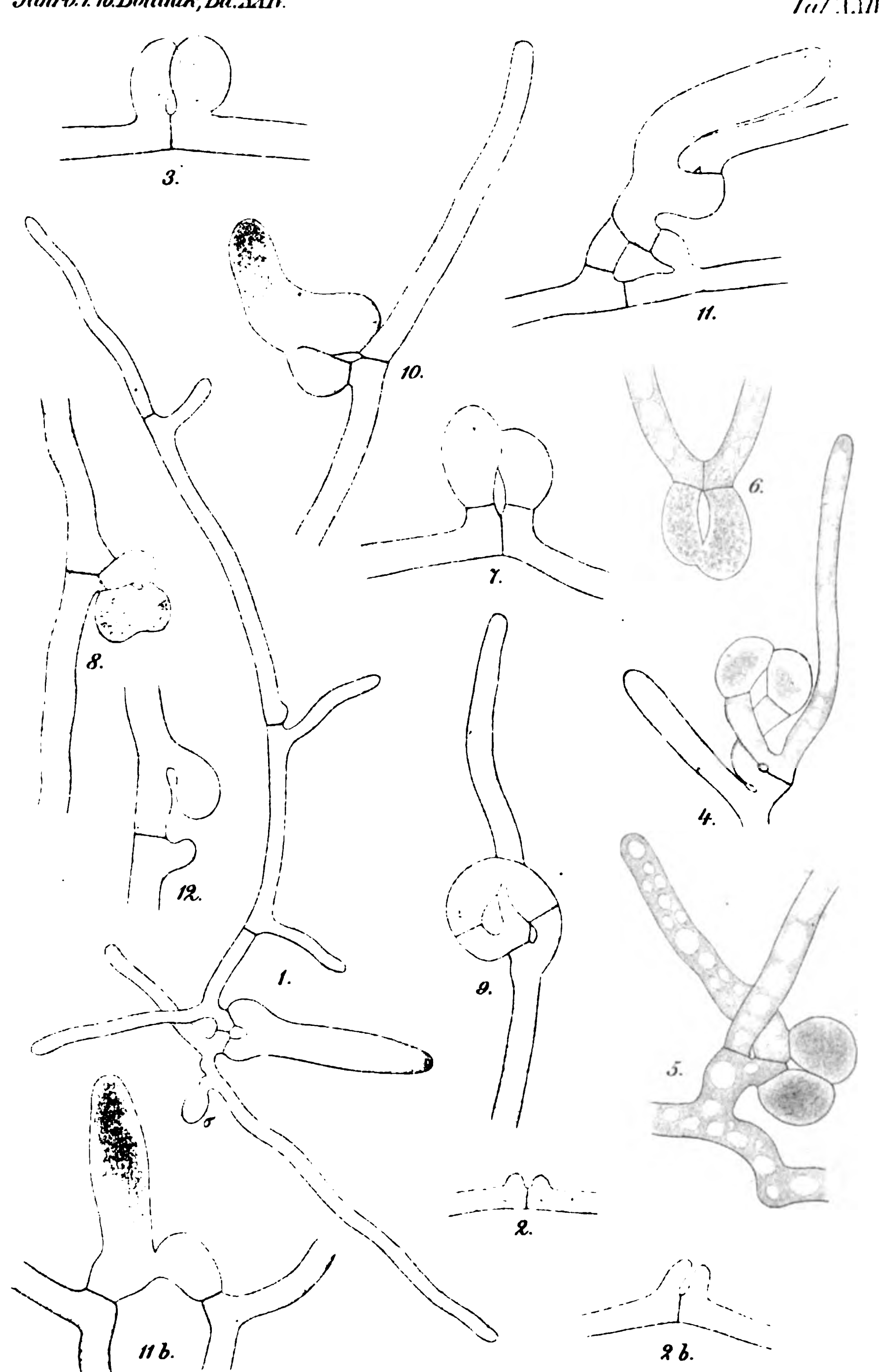
Walter del. C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXIV.
Taf. XXI.
Fig. 33.
Fig. 34.
Fig. 35.
Fig. 36.
Fig. 37.
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 41.
Fig. 42.
Fig. 43.
Fig. 44.
Fig. 45.
Wakker del.
C. Laue lith.

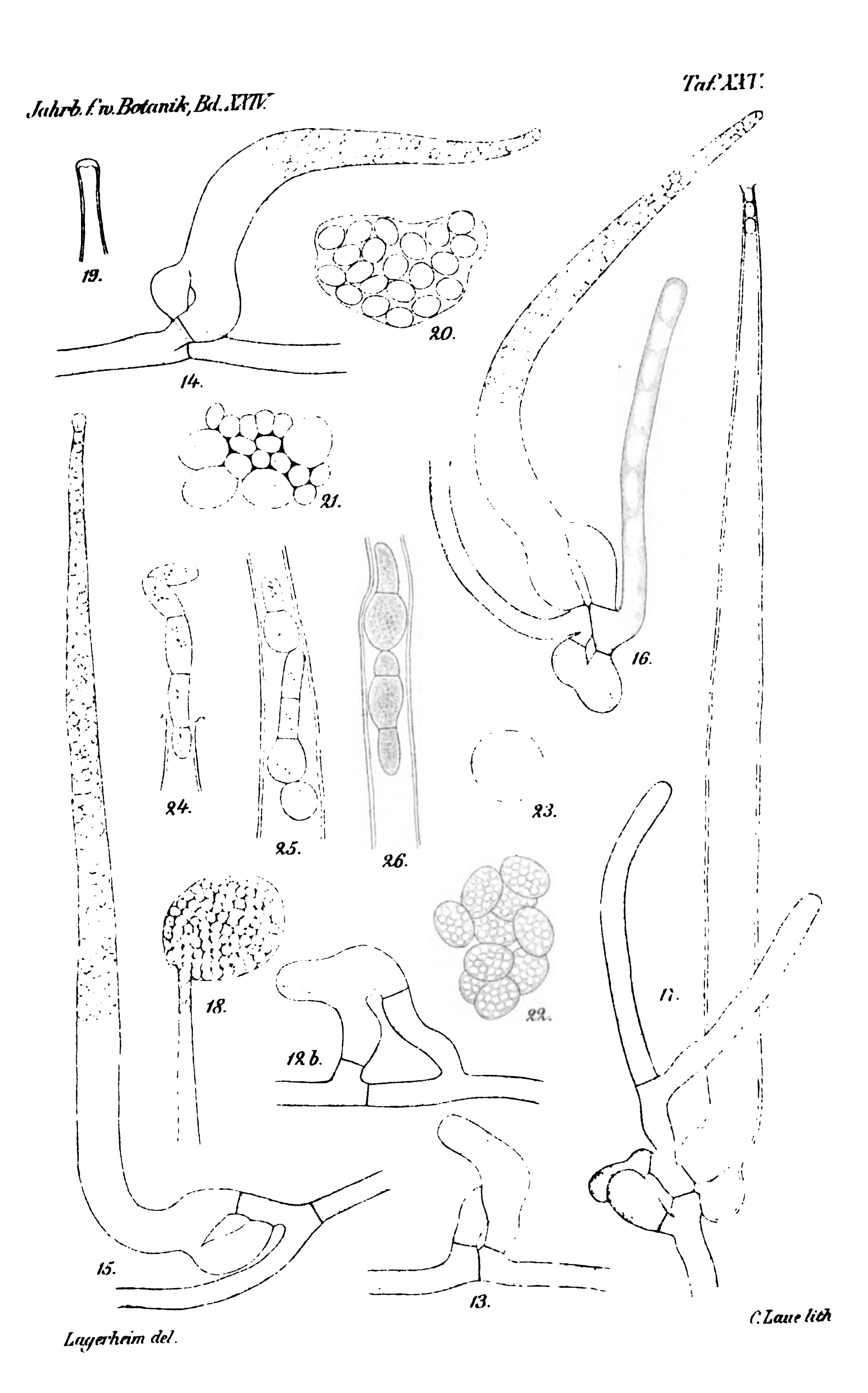


Wakker del. C. Laue lith.


Fig. 59.
Fig. 60.
Fig. 58.
Fig. 57.
Fig. 61.
c
c
c
Wakker del.
C. Laue lith.



Lagerheim del. C. Laue lith.


Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXIV.
Taf. XXV.
19.
14.
20.
21.
16.
24.
25.
26.
23.
18.
22.
17.
12 b.
15.
13.
Lagerheim del.
C. Laue lith.

32. 33. 27. 28. 30. 45.

44. 43. 31. 46.

29. 41. 42.

34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 47.

Lagerheim del.

C. Laue lith.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Vierundzwanzigster Band. Viertes Heft.
Mit 8 lithographirten Tafeln.

Berlin, 1892.
Verlag von Gebrüder Borntraeger
Ed. Eggers.

Inhalt des vorliegenden 4. Heftes, Band XXIV.

Inhalt des vorhergehenden Hefte 1, 2 und 3, Band XXIV.

Correspondenten und Einsendern von Manuscripten zur gefälligen Kenntnissnahme, dass meine gegenwärtige Adresse ist:

Berlin W. Königin-Augustastrasse 49.

Im December 1892. **Pringsheim.**



